

Univerzita Karlova v Praze

Přírodovědecká fakulta

Studijní program: Biologie

Studijní obor: Biologie



Václav Uhlík

**Nepůvodní a invazivní druhy protistních organismů
ve sladkovodních ekosystémech**

Non-native and invasive protist species in freshwater ecosystems

Bakalářská práce

Vedoucí práce: Mgr. Jana Kulichová, Ph.D.

Praha, 2015

Prohlášení

Prohlašuji, že jsem závěrečnou práci zpracoval samostatně a že jsem uvedl všechny použité informační zdroje a literaturu. Tato práce ani její podstatná část nebyla předložena k získání jiného nebo stejného akademického titulu.

V Praze, 1. 8. 2015

.....

Poděkování

Rád bych poděkoval své školitelce, Janě Kulichové, za inspirativní přínos mé práci a za hříšně mnoho času i důvěry, které mi až do samého konce altruisticky poskytovala.

Abstrakt

Invazivní druhy, tedy takové, které jsou schopné ovládnout lokality mimo svůj přirozený areál rozšíření, jsou považovány za velké ohrožení biodiverzity a funkčnosti ekosystémů. Přestože doposud existuje jen nemnoho studií zabývajících se invazivními protisty, předpokládá se, že některé aspekty tohoto jevu jsou sdíleny napříč fylogenetickým spektrem. Mezi vlastnosti pravděpodobně nejvíce přispívající k úspěchu invazivních mikroorganismů patří vysoké růstové rychlosti, s tím související husté populace a snadnější šíření (především u menších druhů), či lepší kompetiční schopnosti (např. účinnější využívání zdrojů nebo produkce toxinů). Kromě samotných vlastností druhu záleží také na podmínkách v recipientu, kde uvolnění zdrojů či oslabení mezidruhových interakcí ve společenstvu dokáže invadujícímu druhu uchycení ulehčit. Stejný efekt může mít vliv člověka a jeho činnostmi způsobené environmentální změny.

Klíčová slova: biogeografie protist, *Didymosphenia geminata*, dynamika invaze, *Gonyostomum semen*, invazivní úspěšnost, lidmi zprostředkované invaze, mezidruhové interakce, *Prymnesium parvum*

Abstract

Invading species, i.e. those having ability to dominate in a certain habitat outside its natural range, are regarded as severe threat of biodiversity and functioning of ecosystems. Despite of low number of studies focused on invasive protists, it is presumed that some aspects of such a phenomenon could be common for all of organisms. Among features that are probably the most contributing to success of invading microorganisms must be counted especially high growth rates with related high density of population and easy spread (mainly of smaller species) or better competition ability – for instance, more effective exploitation of sources and/or production of toxins. Beside the hallmarks of mentioned species this process depends also on conditions in recipient, where release of sources or weakening of interspecies interactions could facilitate establishing of invading species. The same effect could have influence of mankind and environmental changes caused by its activity.

Key words: *Didymosphenia geminata*, *Gonyostomum semen*, human-associated invasions, invasion dynamics, invasive success, interspecific interactions, protist biogeography, *Prymnesium parvum*

OBSAH

1. ÚVOD.....	1
2. PROBLEMATIKA INVAZÍ.....	2
2.1. Co je to biologická invaze?	2
2.2. Problémy spojené s invazemi mikroorganismů.....	2
3. INVAZIVNÍ POTENCIÁL PROTIST	3
3.1. Propagule pressure, disperzní potenciál a ochranné schopnosti	4
3.2. Ekofyziologické predispozice.....	5
3.3. Invaze a genetika	6
4. INVAZIBILITA PROSTŘEDÍ A VLASTNOSTI SPOLEČENSTEV	7
4.1. Dostupnost živin a disturbance	7
4.2. Diverzita společenstva	9
4.3. Interakce s biotou	10
4.4. Dynamika invaze	10
5. ANTROPOGENNÍ VLIV NA INVAZE	12
5.1. Globální změny a nepřímý vliv člověka na invaze	12
5.3. Introdukce druhů	12
6. INVAZIVNÍ DRUHY	14
6.1. <i>Didymosphenia geminata</i>	14
6.1.1. Vektory přenosu	15
6.1.2. Morfologie	15
6.1.3. Ekologické nároky	17
6.1.4. Biologické interakce	18
6.1.5. Invazivní úspěch	19
6.2. <i>Gonyostomum semen</i>	20
6.2.1. Morfologie a ekologie	20
6.2.2. Biologické interakce a invazivní úspěch	21
6.3. <i>Prymnesium parvum</i>	22
6.3.1. Morfologie a ekologie	23
6.3.2. Invazivní úspěch a biologické interakce.....	24
7. ZÁVĚR	25
8. LITERATURA.....	26
9. INTERNETOVÉ ZDROJE K OBRÁZKŮM	40

1. ÚVOD

Přestože volně žijící mikroorganismy jsou zdaleka nejpočetnější a nejdiverzifikovanější životní formou (nejen) vodního prostředí, znalosti o invazivních procesech v rámci této skupiny výrazně zaostávají za těmi z řad metazoi, vyšších rostlin či makroskopických řas. Jsou to přitom právě mikroorganismy, které jsou odpovědné za většinu primární produkce na Zemi, hrají klíčovou roli v koloběhu prvků a potravním řetězci (Field et al., 1998), a které mohou svou invazí ovlivnit skladbu společenstev a fungování celého ekosystému.

Hned zpočátku je proto třeba nastínit problematiku provázející studium invaze – počínaje samotným vymezením pojmu a konče jejími charakteristickými nedostatky v rámci mikroorganismů. Pokud se však mikroskopickým druhům přiřkne možnost stát se invazivními, lze po vzoru makroorganismů pátrat po vlastnostech, které za tímto potenciálem stojí v řadách samotných organismů a rysech jednotlivých společenstev a prostředí, které tento proces usnadňují. Ani ty nejlepší předpoklady však nemusí nutně znamenat úspěch nepůvodního druhu a proto je třeba se rovněž zaměřit na dynamiku invaze a rostoucí vliv člověka na šíření druhů mimo jejich původní areály (Vitousek et al., 1996).

Skutečnost, že některé mikroskopické druhy jsou schopny tvořit rozsáhlé vodní květy, jež mohou mít negativní vliv na místní biotu a mohou způsobit také značné ekonomické ztráty (v oblasti vodohospodářství či cestovního ruchu), je všeobecně znám. Tuto schopnost sdílejí i tři sladkovodní invazivní druhy, jimž je věnována druhá část práce. Podrobná charakteristika těchto taxonů představuje zároveň různé mechanismy, které jsou příčinou jejich úspěchu v invadovaném společenstvu.

Cílem této bakalářské práce je shrnutí poznatků z oblasti invazí volně žijících, zejména sladkovodních mikroorganismů, pokusit se vystihnout trendy, které tento jev obecně provází, a přispět ke komplexnějšímu pochopení procesu invaze.

2. PROBLEMATIKA INVAZÍ

2.1. Co je to biologická invaze?

Komplikace provází již samotné termíny jako jsou „biologické invaze“ nebo „invazivní druh“, neboť neexistují žádné jejich jednotné definice. Konvenčně byly takovými organismy chápány druhy cizí (tj. v lokalitě nepůvodní), které se v nové oblasti uchytily a měly negativní dopad na ekologii a ekonomii ekosystému. Časem došlo k oproštění procesu invaze od důsledku, který je často, ne však nutně, doprovází. Invaze podle Ricciardi & Cohen (2007) nemusí mít negativní dopad na stávající biotu ani prostředí. Další pochyby byly vzneseny o spojitosti invaze s disperzním procesem (Valéry et al., 2009). Termín tak byl rozšířen i o původní druhy (tzv. „native invaders“), které se díky změně v prostředí, jako je například uvolnění niky po jiném původním druhu, staly invazivními na jejich vlastním území či v přilehlém habitatu (Davis et al., 2000; Simberloff, 2011). Pokus o zobecnění provedl Valéry et al. (2008), jehož definice biologické invaze sestává z druhů, které jsou po vymizení přírodních překážek stojících v jejich šíření schopny získat kompetitivní výhodu umožňující rychlý rozptyl a obsazení nových lokalit, ve kterých jejich populace získají dominantní postavení.

2.2. Problémy spojené s invazemi mikroorganismů

V první řadě jde o jejich rozšíření. Jedno z nejstarších a dodnes nejvíce citovaných pravidel o distribuci mikroorganismů „everything is everywhere, but, the environment selects“ (Baas-Becking, 1934) předpokládá, že ačkoli je většina druhů mikroorganismů v daných podmínkách rozšířena pouze v malém množství, rozšíření-schopné částice (propagule) mikroorganismů jsou distribuovány rovnoměrně po celé planetě (de Wit & Bouvier, 2006). Takovéto kosmopolitní rozšíření by vylučovalo jakékoli invaze, neboť by nebylo nik, kde by se druh nevyskytoval. Přestože by snadná disperze malých organismů (< 1 mm) skutečně mohla vést k tomuto rozšíření (Finlay, 2002), nedávné studie ukázaly, že stejně jako makroorganismy, i mnoho mikroskopických druhů má různá disperzní omezení (Foissner, 2006; Martiny et al., 2006). Geografická (fyzická) izolace mikroorganismů není ničím neobvyklým (např. endemismus rozsivek v izolovaných oblastech Australasijské oblasti (Vanormelingen et al., 2008)) a může být důležitým nástrojem evoluce protist (Papke & Ward, 2004).

Dalším území týkajícím se protist jsou časté problémy s jejich taxonomií, kdy například dochází k opakovaným popisům jednoho celosvětově rozšířeného druhu na různých místech jako několik druhů samostatných (Gómez, 2008). Často také nesou ve svém názvu geografickou polohu naznačující jejich nepůvodnost v případě nálezů na jiné lokalitě. Příkladem mohou být záznamy o výskytu rozsivek *Asterionella japonica* v Baltském moři či *Odontella sinensis* v Atlantském oceánu, přestože jde přitom o druhy s kosmopolitním rozšířením (Streftaris, 2005). Další nesnáze při jejich určování plynou z existence kryptických druhů a druhových komplexů (Fenchel, 2005). Díky technickým pokrokům na poli sběru a třídění molekulárních dat se však v poslední době daří tyto problémy částečně eliminovat (Mahé et al., 2014).

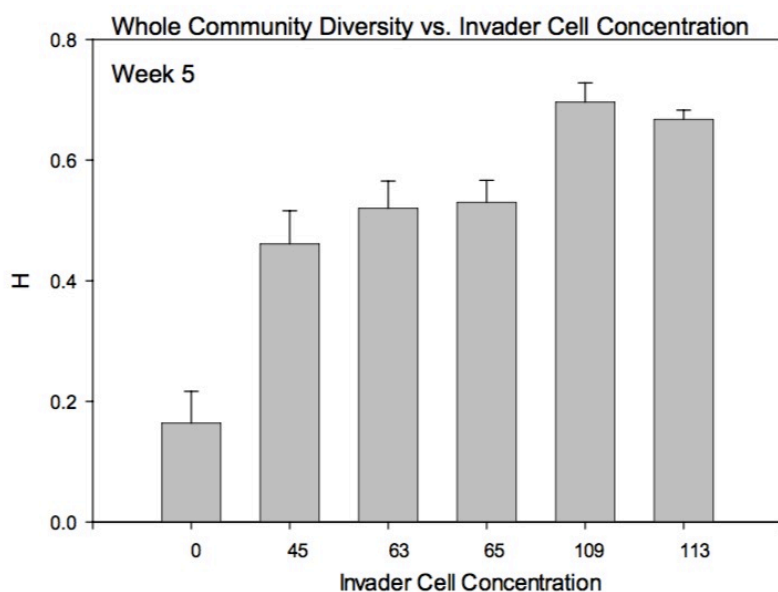
V neposlední řadě, aby bylo možné hovořit o invazi, je nutné znát skladbu potenciálně napadeného společenstva před a po tomto procesu, což je možné až v momentě, kdy hustota invadovaného druhu dosáhne relativně vysokých hodnot (Bent & Forney, 2008). V raných fázích invaze však bývá druh přítomný právě v malých abundancích, což může snadno vést k podhodnocení jeho invazivního potenciálu (Taylor & Hastings, 2005). Detekování invazí volně žijícími protisty je navíc ztíženo tím, že jejich šíření nedoprovází alespoň po určitou dobu tak výrazné účinky na makroorganismech a společenstvech v ekosystému, jako je tomu u invazí druhů patogenních (Wyatt & Carlton, 2002; Desprez-Loustau et al., 2007).

3. INVAZIVNÍ POTENCIÁL PROTIST

Invazivní potenciál organismů může být spojený s vlastnostmi, které nový druh sdílí s těmi původními, nebo za ni může vděčit vlastnostem odlišným, které mu umožňují obsadit prázdnou ekologickou niku (Levine & D'Antonio, 1999). Mezi těmito je potenciál spojovaný zejména s dobrou disperzní schopností, r-strategií, generalismem, vysokou fenotypickou plasticitou a genetickou diverzitou umožňující adaptaci na nová prostředí alespoň u makroorganismů (Sakai et al., 2001). Otázkou je, zda podobné vlastnosti vykazují i invazivní organismy mikroskopické. Na základě studií, jež prokázaly obdobné trendy v distribuci a diverzitě, by se dalo předpokládat, že některé vlastnosti by mohly sdílet organismy napříč celým fylogenetickým spektrem (Martiny et al., 2006; Green & Bohannon, 2006). Ne všechny z výše uvedených vlastností jsou však u mikroorganismů dostatečně prozkoumány a proto následují pouze ty z nich, jež jsou podpořené studiemi.

3.1. Propagule pressure, disperzní potenciál a ochranné schopnosti

Tzv. „propagule pressure“, tedy velikost a frekvence, se kterou invazivní druh působí na nové území, může mít signifikantní vliv na jeho úspěch (Colautti et al., 2006). Vysoké hodnoty podporují uchycení druhu v prostředí a zároveň snižují pravděpodobnost extinkce pomalu rostoucích invazivních druhů vlivem stochastických procesů (Grevstad, 1999). Také mohou mít pozitivní vliv na zvýšení diverzity ve společenstvu (nejen) potlačením dominantních druhů (Knight & Reich, 2005; Maier, 2010) (viz Obr. 1).



Obr. 1: Účinek koncentrace buněk druhu *Paramecium bursaria* na diverzitu celého společenstva pět týdnů po vysazení nepůvodního druhu. Diverzita popsána Shannonovým indexem. Podle Maier (2010).

V porovnání s makroorganismy je schopnost rychlejší disperze s delším dosahem považována za klíčovou vlastnost protist. Předpokládá se, že za ni vděčí svým malým rozměrům, tvorbě abundantních populací a vysoké růstové rychlosti (Fenchel & Finlay, 2004; Shurin et al., 2009). Ačkoli by i v rámci mikroorganismů bylo možné nalézt široké spektrum růstových rychlostí, které závisí nejen na velikosti samotného organismu, ale také na jeho fylogenetické pozici a metabolismu, v porovnání s původními protisty osídlujícími podobnou niku vykazují invazivní druhy růstové rychlosti relativně vyšší (Isvánovics et al., 2000; Šimek et al., 2006; Spaulding & Elwell, 2007).

Ani druhům na první pohled se slabší disperzní predispozicí však nelze odepřít potenciální invazivitu, neboť i ty se mohou stát objektem asistované disperze skrze nejrůznější vektory, jako jsou vodní či vzdušné proudy, případně povrch či útroby jiných organismů (Spaulding & Elwell, 2007; Fierer, 2008). Je to právě pasivní transport, který je považován za hlavní faktor úspěchu distribuce mikroorganismů v globálních rozměrech.

Disperzní potenciál by v takovém případě mohl být přímo závislý na hustotě zdrojové populace a schopnosti přežít stres spojený s disperzí (viz Obr. 2) (Martiny et al., 2006).

Obr. 2: Hypotetická schopnost mikroorganismů šířit se v závislosti na hustotě populace a odolnosti vůči stresu.

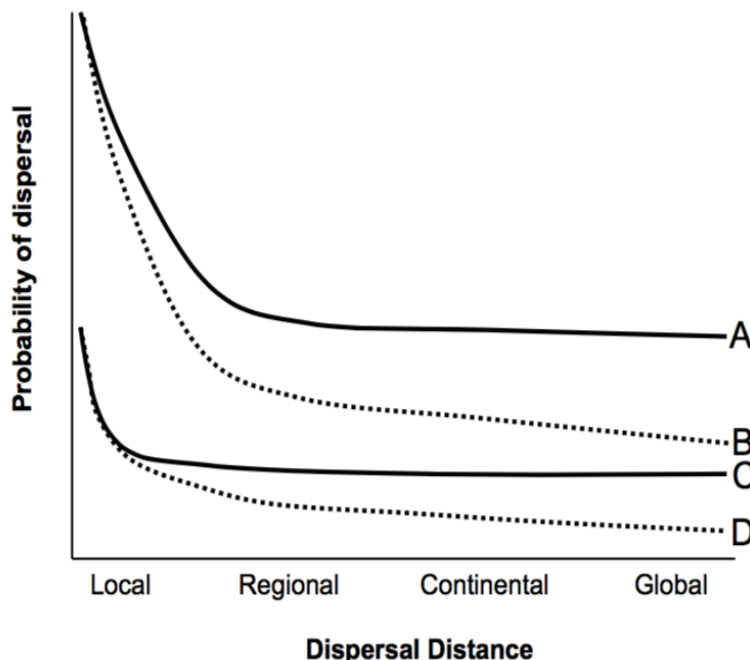
A = vysoká hustota populace, vůči stresu tolerantní,

B = vysoká hustota populace, nízká tolerance vůči stresu,

C = nízká hustota populace, vůči stresu tolerantní,

D = nízká hustota populace, nízká tolerance vůči stresu.

Podle Fierer (2008).



Proti leckdy dlouho trvajícím nepříznivým podmínkám (nejen v průběhu) transportu (vyšší hodnoty UV záření, nižší vlhkost, výrazně vyšší/nižší teplota) se mohou mikroorganismy chránit nejrozličnějšími protistresovými mechanismy, v mnoha případech i tvorbou odolných klidových stádií (cyst), a v růstu pokračovat, jakmile se tyto podmínky zlepší (Fierer, 2008; Foissner, 2006). Odolnost vůči konkrétním environmentálním faktorům se navíc může lišit i v rámci jednoho taxonu - v případě rozsivek obývajících vodní prostředí byla například pozorována nižší tolerance vůči změně teploty oproti terestrickým druhům. Distribuce druhů žijících ve vodním prostředí by mohla být pravděpodobně limitována i velkou náchylností k vysychání (Mosisch, 2001; Souffreau, 2010).

3.2. Ekofyziologické predispozice

S disperzí a následným etablováním do společenstva souvisí i nároky druhu na prostředí a jeho vlastní metabolické schopnosti. V případě, že druh obývá unikátní prostředí nebo má úzkou ekologickou niku, pravděpodobnost, že dojde k jeho rozšíření, bude nízká. Příkladem může být extrémofilní *Cyanidium caldarium* (Tilden) (Cyanidiophyceae, Rhodophyta), které, přestože dokáže přežít i relativně nízkou teplotu, není v takovémto prostředí schopné

s ostatními druhy řas kompetovat (Doemel & Brock, 1971). Podle odlišné úspěšnosti v invadování různě strukturovaných společenstev lze usoudit, že kompetiční dovednosti hrají v procesu invaze významnou roli (Mata et al., 2013).

Invazivní druhy, které sdílejí s původními organismy stejnou niku, jsou často úspěšnější v určité funkci. V prostředích například často existují potravní zdroje, které nejsou využívány (vyskytují se ve formách, které přítomné organismy neumí zpracovat), nebo které je možné využívat mnohem účinnějším způsobem. Druh, který ovládá alternativní metabolické dráhy schopné s těmito zdroji pracovat, by v takovémto prostředí mohl být výrazně úspěšnější, než stávající organismy. Příkladem může být *Didymosphenia geminata* (Lyngbye) M. Schmidt (Bacillariophyceae, -phyta), jež umí, oproti mnoha jiným druhům, využívat organický fosfor, což ji poskytuje kompetitivní výhodu v podmínkách s nízkými živinami (Whitton et al., 2009). Schopnost asimilovat organický uhlík a zároveň provozovat fotosyntézu, může vysvětlovat úspěch mixotrofních organismů oproti striktně autotrofním druhům v prostředí s nedostatkem světla, jako tomu je v případě bičíkovce *Gonyostomum semen* (Ehrenberg) (Raphidophyceae, Ochrophyta) (Rengefors et al., 2008). Podobná alternativní strategie může být navíc spojena s mechanismem, který uživatele „konzervativních“ zdrojů potlačí. Haptofyt *Prymnesium parvum* N. Carter (Coccolithophyceae, Haptophyta), který je sám schopný využívat organický dusík, v případě poklesu anorganických živin v prostředí dokáže svými toxiny zlikvidovat svoji konkurenci a posléze vytvořit husté populace (Granéli et al., 2012). Jelikož se samotná produkce toxických metabolitů váže k vysokým abundancím mikroorganismů a doprovází vodní květy napříč taxony (Paerl et al., 2001; Wyatt & Carlton, 2002), mohla by být, alespoň částečně, klíčem k úspěch invazí.

3.3. Invaze a genetika

Jelikož populace organismů často krátce po své introdukci vykazují genetické změny, je pravděpodobné, že v dynamice invazí hrají kromě ekologických možností druhu podstatnou roli právě i evoluční procesy. Schopnost odpovědět na přírodní selekci by mohl vysvětlovat úspěch invaze spíše, než široká ekofyziologická tolerance či plasticita (Lee, 2002). Některé jevy spojené s genetickými mechanismy mohou také pravděpodobně zvýšit potenciál druhu stát se invazivním. Hybridizace pozorovaná mezi nepůvodními a místními populacemi příbuzných druhů, stejně jako mezi dvěma nepůvodními taxony by mohla zlepšit invazivní schopnosti daného organismu (Lambrinos, 2004). Dalším prostředkem k získání evolučních

novinek pomáhajícím mikroorganismům adaptovat se na nová prostředí může být horizontální genový přenos (HGT) (Ochman et al., 2000). Ačkoli tento proces probíhá častěji u prokaryot, lze jej nalézt i u eukaryotických mikroorganismů (Keeling & Palmer, 2008). V neposlední řadě, v porovnání s jinými druhy, by mohl větší genom zajišťovat svému nositeli metabolickou univerzálnost, která by mu umožnila využívat širší škálu ekologických nik (Konstantinidis et al., 2006).

Kromě vlivu nového prostředí a selektivních tlaků na evoluci invazivního druhu lze vývojové změny spatřit i v reakcích původních populací na přítomnost těchto vetřelců, a to již v průběhu několika málo generací. Nejen invazivní druhy, ale i původní biota dokáže navíc ze společné interakce profitovat. Skrze HGT může docházet ke zvýšení genetické diverzity jejich společenstev (Mooney & Cleland, 2001), což by mohlo ovlivnit (ne)úspěch dalších invazí.

4. INVAZIBILITA PROSTŘEDÍ A VLASTNOSTI SPOLEČENSTEV

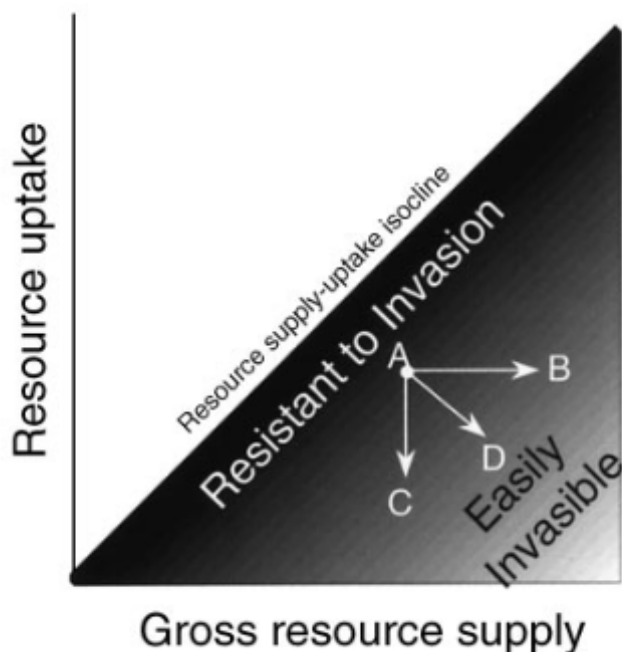
Pravděpodobně důležitějším faktorem než samotné vlastnosti invazivního druhu, jsou v procesu invaze podmínky panující v recipientu (Case, 1991). Kombinace zdrojů, přirozených nepřátel a abiotického prostředí měnící se v prostoru a čase mohou pro nepůvodní druh v nové lokalitě vytvořit příležitost k uchycení a rozvoji populací, nebo jej v opačném případě potlačit (Shea & Chesson, 2002).

4.1. Dostupnost živin a disturbance

Z negativní korelace mezi intenzitou kompetice a množstvím dostupných zdrojů (Davis et al., 1998) lze usoudit, že invazivní druh potřebuje pro své uchycení v prostředí přístup k důležitým zdrojům, jako jsou pro vodní protista živiny a pro autotrofní světlo. V takovém případě by bylo možné předpokládat, že původní společenstvo bude náchylnější k invazím, kdykoli dojde ke zvýšení jejich množství/dostupnosti. (Davis et al., 2000).

Dlouhodobá dostupnost zdrojů je závislá na míře přísunu živin do prostředí a rychlosti jejich opětovného odebrání, a jako taková je popsána tzv. teorií „fluctuating resource availability“ (Davis et al., 2000) (viz Obr. 3). Nejčastějšími příčinami zvýšené dostupnosti mohou být v dlouhodobém měřítku poklesy ve využívání stávajícími populacemi, snížení velikostí těchto populací (např. při vysoké predaci) nebo přísun většího množství zdrojů,

než jsou tyto schopny využít (např. přísun živin provázející eutrofizaci) (Davis et al., 2000). Kromě vlivu na úspěch invaze navíc tyto déle trvající podmínky fungují i jako mechanismus udržující diverzitu a vyzdvihují význam mezidruhových interakcí (Chesson, 2000).



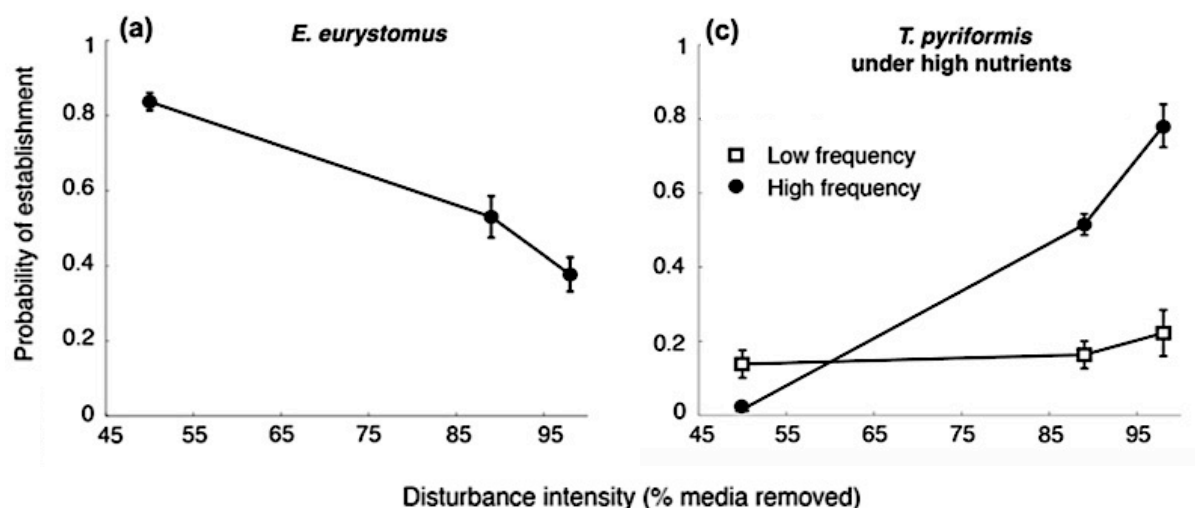
Obr. 3: Teorie kolísání v dostupnosti zdrojů předpokládající zvýšení náchylnosti k invazím při zvýšení jejich množství v prostředí – tedy v případě, kdy dojde k odchýlení od izokliny směrem dolů/napravo.

Situace A → B vyžaduje náhlý přísun zdrojů, A → C pokles v jejich příjmu a A → D oboje zároveň. Podle Davis et al. (2000).

Na pravděpodobně větší význam krátkodobých fluktuací v dostupnosti zdrojů na invazibilitu společenstva poukázal Tilman (2004) a tento předpoklad byl experimentálně prokázán i na populacích mikroorganismů (Mata et al., 2013). Příčinou takovýchto fluktuací se schopností zvýšit i snížit koncentraci dostupných živin jsou velmi často disturbance. Potlačením stávajících populací či uvolněním živin biochemickou cestou může dojít k vytvoření prázdné niky, jež může být v závislosti na amplitudě fluktuace a tlaku ze strany (ne)původních organismů osídlena (Davis et al., 2000; Colautti et al., 2006). Právě v krátkodobém měřítku může mít disturbance velký dopad na složení společenstev a potenciálně umožnit i slabším konkurentům přetrvat do období, kdy se podmínky změni v jejich prospěch (Chesson, 2000).

Výše zmíněná experimentální studie Mata et al. (2013) je jednou z mála prací, která zkoumá úspěšnost uchycení introdukovaného druhu ve vztahu k charakteru prostředí (produktivita, míra a frekvence disturbance), tak vlastnostem druhu (konkrétní růstové rychlosti a kompetiční schopnosti) (viz Obr. 4 a, c). Nelze říct, že by disturbance působila na všechny druhy stejně – v závislosti na jejich vlastnostech může úspěch invaze zvýšit

i snížit (Machler & Altermatt, 2012). Zatímco kompetičně silný (avšak v růstové rychlosti pomalý) druh *Euplotes eurytismus* (Ciliata, Ciliophora) vlivem krátkodobých fluktuací živin spíše strádá, rychle rostoucí *Tetrahymena pyriformis* (Ciliata, Ciliophora), ač slabý kompetitor, dokáže z jejich kolísání a následné heterogenní skladby společenstva po disturbancech profitovat.



Obr. 4 a, c: Vybrané interakce mezi živinami, intenzitou a frekvencí disturbance ovlivňující pravděpodobnost uchycení introdukovaného druhu. (a) intenzita disturbance snižuje úspěšnost u *E. eurytismus*. (c) při vysokých množstvích živin pravděpodobnost uchycení *T. pyriformis* v závislosti na intenzitě disturbance stoupá v případě, že je tato též frekventovanější. V případě, že je frekvence disturbance nízká, nemá intenzita na úspěšnost tohoto druhu vliv. Podle Mata et al. (2013).

4.2. Diverzita společenstva

Jedna z prvních hypotéz zabývajících se invazemi na řádově vyšších úrovních předpokládala sníženou odolnost vůči invazi v případě nižší diverzity stávajícího společenstva (Elton, 1958). Malé množství druhů a nízká diverzita funkčních skupin může dlouhodobě udržovat zvýšené množství dostupných zdrojů a takovéto ekosystémy jsou potenciálně schopné poskytovat volné ekologické niky pro invazivní organismy (Dukes, 2002; Fridley et al., 2007). Zmínky lze však najít i o neutrálním či opačném (tj. pozitivním) vlivu diverzity na invazibilitu společenstva (Levine & D'Antonio, 1999; Lonsdale 1999); například skrze teoretickou nestabilitu diverzifikovaných systémů (May, 1973). Závislost úspěchu invaze mikroorganismů na diverzitě je však nejistá. Přestože se například rozsivka *Didymosphenia*

geminata šíří v oligotrofních řekách, které mohou být druhově chudší (Spaulding & Elwell, 2007), studie zaměřující se na přímý vliv diverzity na úspěšnost invaze stále chybí.

4.3. Interakce s biotou

Co však téměř jistě hraje roli v úspěchu invazivních druhů, je struktura a dynamika biotických interakcí v potenciálně invadovaném území (Shurin, 2000; Mitchell et al., 2006). Ve společenstvech sestávajících se z početných stabilních populací a zahrnujících více druhů je primárním klíčem k úspěchu dobrá kompetiční schopnost. Nejrozumnější interakce, které zde fungují, však zároveň působí jako účinná bariéra proti novým silným kompetitorům, jejichž šance na uchycení je v takovém společenstvu velmi nízká (Case, 1991). Může však dojít ke zlomu, kdy denzita lokálních populací začne výrazně klesat (například vlivem vyčerpání živin, zvyšující se disturbance či větší citlivosti k parazitům) (Sakai et al., 2001; Mitchell et al., 2006; Mata et al., 2013). V takto ustupujícím společenstvu nabydou na úkor mezidruhových interakcí a abiotických podmínek většího významu stochastické procesy, jež jsou schopné skrze extinkci rezidentů poskytnout volnou ekologickou niku (Orrock & Fletcher, 2005).

Lze předpokládat, že recipientní společenstvo dále oplývá predátory, parazity či patogeny, kteří by mohli potenciálně působit i na populace nově přichozích druhů. Tyto často vysoce specializované skupiny však ve skutečnosti nemusí znamenat pro nepůvodní biotu hrozbu. Tento předpoklad má kořeny v Darwinově (1859) „naturalization hypothesis“, která hovoří o menší pravděpodobnosti etablování invazivních druhů, které by s původními druhy spojovala příbuznost. Kromě výraznější kompetice o zdroje (z důvodu podobných nároků) by se s nimi totiž dělily i o více druhů nepřátel (Daehler, 2001; Mitchell et al., 2006). Na druhou stranu by mohly úspěch „příbuzných“ posílit abiotické podmínky prostředí, které by tyto druhy shledávaly stejně vhodnými, jako jejich původní obyvatelé (Mitchell et al., 2006).

4.4. Dynamika invaze

V případě, že se nepůvodním druhům podaří proniknout do nového prostředí, nemusí hned po svém příchodu nutně vykazovat invazivní charakter. Často jejich expanzivním tendencím předchází tzv. „lag fáze“, během kterých dochází k etablování do lokálních společenstev, a v této počáteční fázi zůstávají jejich populace relativně malé (Kowarik, 1995).

Společně s malými rozměry protist se takto nízké denzity mohou stát příčinou mylného označení invaze za neúspěšnou (případně způsobit její celkové přehlédnutí) – přitom tyto organismy jsou schopny v daných podmínkách přetrvat i ve velmi nízkém množství a na lokalitě tak zachovat svou trvalou přítomnost (Fenchel & Finlay, 2004).

Při příchodu do nové lokality mohou druhy získat značnou výhodu únikem před svými přirozenými specializovanými nepřáteli („enemy release hypothesis“, Keane & Crawley, 2002), případně jejich ztrátou v rané fázi invaze, kdy je abundance invadujícího druhu příliš nízká na to, aby se jejich populace udržela. Tito však mohou, dříve či později, společenstvo stejným způsobem invadovat a obnovit kontrolu nad nepůvodním druhem (Settle & Willson, 1990). Nutno však dodat, že patogeny a paraziti mívají zpravidla větší účinek na populace, které s nimi nikdy nepřišly do styku (nemohli si vytvořit obranu či jiné adaptace), přestože na svého původního hostitele mohou mít vliv zcela zanedbatelný (menší škodlivost jim samotným zajistí delší perzistenci) (Anderson & May, 1982).

Proces invaze však často provází mnohem výraznější pokles v abundancích. Zatímco například sezónní fluktuace ovlivňující zastoupení fytoplanktonních druhů je celkem dobře popsána (Winder & Cloern, 2010), výrazně méně znalostí se vztahuje k tzv. populačním kolapsům, během kterých prodělá úspěšně se šířící druh ve svém rozmachu na první pohled bezdůvodný a relativně rychlý úpadek a který může vyústit téměř v lokální extinkci. Potenciálními příčinami tohoto jevu by mohla být kompetice s jinými nepůvodními druhy, vyčerpání zdrojů či působení následně introdukovaných parazitů (Simberloff & Gibbons, 2004). Příkladem takového úkazu ze světa protist může být případ *Alexandrium minutum* Halim (Dinophyceae, -phyta), jež se rozšířil v atlantských pobřežních vodách Francie a vytvořil rozsáhlé toxické vodní květy. Za méně než dvě desítky let však byla jeho abundance i toxicita úspěšně omezena působením parazitické obrněnky z řádu *Syndiniales* a svých původních denzit vícekrát nedosáhl (Chambouvet et al., 2011). Experimentální studie na protistních mikrokosmech potvrdily vyšší míru takovýchto kolapsů u druhově bohatších společenstev (Pimm, 1984; Weatherby et al., 1998), například vlivem kompetice/predace, které znatelně ovlivňují populace dvou interagujících druhů, ke kterým tato společenstva postupným rozpadem na menší celky spějí (Weatherby et al., 1998). V případě, že jsou volné zdroje mezi jednotlivé druhy rozděleny a jejich množství je omezeno, lze navíc předpokládat nižší abundance populací a jako takové mohou být následně náchylnější ke stochastickým procesům (Weatherby et al., 1998).

5. ANTROPOGENNÍ VLIV NA INVAZE

Biologické invaze lze vystihnout dvěma základními procesy. Jednak může jít o šíření, které je regulováno přírodními mechanismy, nebo jsou přirozené bariéry překonány vlivem lidské činnosti (Nehring, 1998). Ačkoli je vlastní pohyb druhů pro naši planetu charakteristický, v posledních desetiletích lidé proces invaze podstatně urychlují a svým působením buď přímo nebo skrze změněné podmínky prostředí způsobují introdukci nepůvodních druhů napříč ekosystémy (Mack et al., 2000).

5.1. Globální změny a nepřímý vliv člověka na invaze

Antropogenními činnostmi zasahující do životního prostředí mohou výrazně podpořit invaze mikroorganismů (Vitousek et al., 1996). Vliv celosvětových klimatických změn (Walther et al., 2009) může podpořit šíření tropických a subtropických mikroorganismů do temperátních oblastí (Occhipinti-Ambrogi, 2007). Jelikož teplotní vlny mohou stimulovat probouzení klidových stádií (Wiedner et al., 2007), lze předpokládat rostoucí význam těchto extrémních událostí na zesílení invazí (Walther et al., 2009). Díky nedostatečným bariérám, které by mohly disperzi mikroskopických druhů zabránit (viz výše), environmentální změny mohou hrát neúměrně velkou roli v jejich šíření.

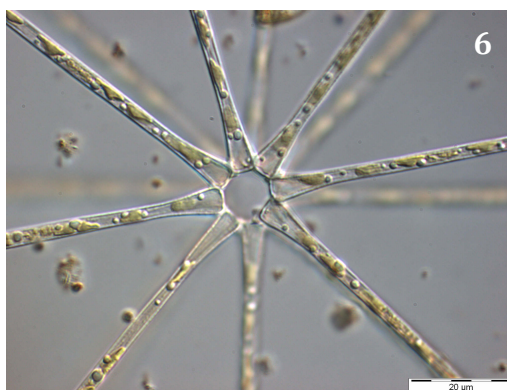
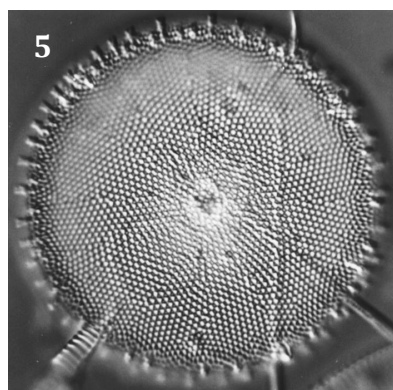
Změny v koncentracích a poměrech prvků, které doprovází lidmi ovlivněné prostředí, mohou vytvořit ekologické niky upřednostňující druhy schopné metabolických drah, jež ve společenstvu doposud chyběly. Zvyšování konduktivity může vysvětlit úspěšné uchycení euryhalinních (původem mořských) druhů, jako například rozsivky *Thalassiosira baltica* (Grunow) Ostenfeld (Obr. 6) ve Velkých kanadských jezerech (Edlund et al., 2011) nebo haptofyta *Prymnesium parvum* v některých z texaských vodních rezervoárů (Patino et al., 2014). Relativně zvýšený přísun dusíku oproti anorganickým živinám zase může vysvětlit úspěch v invadování brakických vod obrněnkou *Prorocentrum minimum* (Pavillard) Schiller v Baltském moři (Pertola et al., 2005). Snížený poměr N : P v jezerech (Weyhenmeyer et al., 2007) vlivem přísunu antropogenního fosforu zase může ovlivnit úspěch druhů schopných nitrogenní fixace.

5.3. Introdukce druhů

Introdukce, tedy více či méně úmyslné zavlečení, druhů je spojováno s lidskou existencí od jejího samého počátku. Velký boom prodělal tento proces během éry zámořských objevů,

nicméně z událostí posledních století, kdy dochází k rozvoji stále účinnějších prostředků přepravy a ohromným přesunům v rámci globalizace, lze vyvodit, že míra, se kterou dochází k umělým přesunům organismů včetně těch mikroskopických, musí nutně vzrůstat. V případě protist jsou mezi hlavními třemi cestami antropogenního transportu právě námořní doprava (skrže balastní vodu), transport zboží a konstrukce kanálů (Foissner, 2011). Obrovské abundance mikroorganismů a množství převážené balastní vody by mohly být příčinou současného potenciálního kosmopolitního rozšíření protist a s tím související ztížené identifikace introdukcí v dnešní době (Hallegraeff & Bolch, 1992).

Několik lidmi zavlečených a studiem dobře podpořených protistních organismů lze však vyzorovat i mezi sladkovodními rozsivkami (Vanormelingen et al., 2008). Jedním z příkladů může být druh *Asterionella formosa* (Obr. 5) často dominující v eutrofních jezerech (Foissner, 2011). Ačkoli je tomuto druhu v dnešní době připisováno kosmopolitní rozšíření, detailní analýza sedimentů několika jezer na Novém Zélandu naznačuje její absenci na ostrovech před příchodem Evropanů a jejich pokusech o vysazení lososů v místních jezerech v druhé polovině devatenáctého století (Harper, 1994). Z důvodu zjevné široké ekologické valence je velmi nepravděpodobné, že by se do té doby mohl vyskytovat vzácně a zůstal tak neidentifikován (Harper, 1994). Dalším důkazem introdukce druhů by mohlo být relativně nedávné rozšíření druhu *Didymosphenia geminata* napříč vodními toky Nového Zélandu (Kilroy, 2004; viz dále), neboť k němu došlo dlouho po ovlivnění okolního prostředí lidskou činností. Šíření tohoto druhu je spojováno s rozmachem závodního rybolovu a jiných druhů vodní rekreace (Spaulding & Elwell, 2007). Skutečnost, že balastní voda umožňuje zavlečení i sladkovodních druhů, může potvrdit výše zmíněný výskyt rozsivky *Thalassiosira baltica*, původem z příbřežních vod severozápadní Evropy, v jezerech Severní Ameriky (Edlund et al., 2011) nebo naopak severoamerické druhy *Gomphoneis minuta* a *Encyonema triangulum* v tekoucích vodách Francie (Coste & Ector, 2000).



Obr. 5: *Thalassiosira baltica* ve světelném mikroskopu.

Foto: Irina Olenina.

Obr. 6: *Asterionella formosa* ve světelném mikroskopu. Foto: planktonforum.eu.

6. INVAZIVNÍ DRUHY

6.1. *Didymosphenia geminata*

Za celosvětově nejvýznamnější invazivní organismus lotického systému lze pravděpodobně označit rozsivku *Didymosphenia geminata* (Lyngbye) M. Schmidt (Blanco & Ector, 2009). První zmínky o tomto druhu pocházejí z Faerských ostrovů (Patrick & Reimer, 1975), které následovaly záznamy z lokalit na Špicberkách, ve Skotsku, Irsku, Švédsku, Finsku, Francii, Španělsku, Švýcarsku a Vancouveru. Předpokládá se tedy, že původní výskyt taxonu spadá do nedotčených oligotrofních potoků, řek a horských jezer napříč severní polokoulí (Blanco & Ector, 2009). Nicméně v posledních desetiletích vykazuje obrovskou geografickou expanzi výrazně přesahující původní areály rozšíření i své dřívější ekologické požadavky (viz dále). Masy kolonií tohoto druhu kolonizovaly vodní toky Severní Ameriky, Evropy i Asie, a rozšířily se i v nových habitatech jižní polokoule, nejvýrazněji pak na Novém Zélandu, v Chile a Argentině (Kilroy, 2004; Reid & Torres, 2014) (Obr. 7, 8). Několik záznamů o jejím výskytu lze nalézt i ve Střední Evropě (Kaštovský, 2010), kde tato rozsivka invadovala i dolní (mezotrofní až eutrofní) toky několika řek (Kawecka & Sanecki, 2003).



Obr. 7: Současné záznamy o distribuci *Didymosphenia geminata*. ● : *D. geminata* var. *geminata*. ○ : *D. geminata* var. *pl.* ▲ : *D. geminata* tvořící husté porosty. Podle Blanco & Ector (2009).

V České republice je distribuce druhu *D. geminata* vázána na střední až vyšší nadmořské výšky, kde je rychlost proudu říčního toku relativně vysoká (Kaštovský, 2010).

Prvně zde byla pozorována v řece Morávce v Moravskoslezských Beskydech (Gágyorová & Marvan, 2002), kde nyní tvoří velké porosty. Od té doby se však úspěšně šíří do dalších lokalit (jako např. Jeseníky či Krkonoše), kde se jí taktéž daří v konkurenci s původními druhy (Kaštovský, 2010).

6.1.1. Vektory přenosu

Mezi přírodní vektory, které jsou zmiňovány v souvislosti s disperzí sladkovodních rozsivek, patří vítr a ptactvo (Kociolek & Spaulding, 2000), nicméně důkazů, kdy by došlo k přenosu živých buněk, je poskrovnu. Sladkovodní penátní druhy jsou sice schopny vytvářet pro přečkání nepříznivých podmínek odpočívající stádia lišící se od vegetativní buňky pozměněným protoplastem (Stosch & Fecher, 1979), u rodu *Didymosphenia*, stejně jako u žádného jemu příbuzného, však tato stádia objevena nebyla.

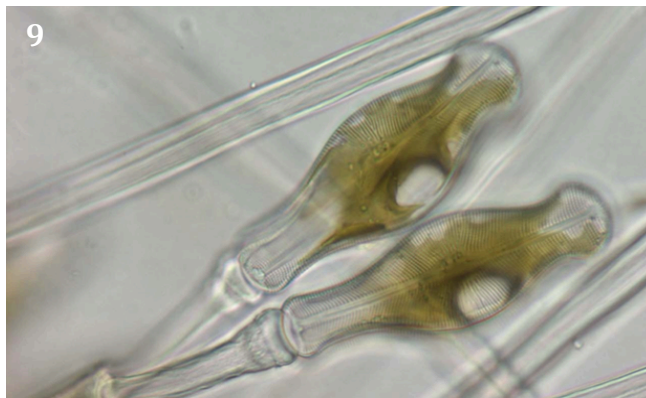
Skutečnost, že rozsivky obývající vodní prostředí jsou obecně méně tolerantní k vysychání než ostatní druhy řas, byla experimentálně prokázána (Mosisch, 2001; Souffreau et al., 2010). Přestože by životnost *D. geminata* mohla být prodloužena díky obalu ze slizových stopek, takto těžká masa by mohla být větrem šířena pouze na krátké vzdálenosti (Kilroy, 2004). Atkinson (1980) potvrdila existenci životaschopných buněk rozsivky *Asterionella formosa* v kulturách po jejich průchodu trávicím traktem kachen. Vzhledem k dlouhé době, po kterou ptactvo migruje, se však bude opět nejspíš jednat o disperzi v lokálním měřítku. Pravděpodobnější variantou by mohl být přenos takovýchto shluků na nohou či peří ptáků a jiných zvířat.

Vezme-li se v potaz relativně nedávný výskyt *D. geminata* ve vodních tocích Nového Zélandu, v lokalitě tak vzdálené od původního areálu rozšíření, těžko si lze představit jiný způsob zavlečení, než ten zprostředkovaný lidmi. Buňky jsou schopny přežít a zůstat životaschopné v chladných, vlhkých a tmavých podmínkách po dobu minimálně 40 dní (Kilroy, 2005), což dělá nejen z rybářských vybavení včetně oděvu (holiny, broďáky) vhodná místa, odkud se může tato rozsivka šířit do dalších lokalit (nejen) v rámci Nového Zélandu (Kilroy et al., 2006).

6.1.2. Morfologie

D. geminata patří mezi penátní Bacillaryophyta, do linie cymbeloidních rozsivek (Kociolek & Stoermer, 1993). Jejich buňka je relativně velká (~ 100 µm dlouhá a ~ 38 µm

šíroká) a jejich abundance se v průběhu roku pohybuje mezi 2.000-100.000 na cm² (Kirkwood, 2007). Z hlediska morfologie jsou důležité dvě struktury - raphe, které umožňují organismu pohyb po povrchu, a „apical porefield“, políčko, odkud jsou extracelulárně



Obr. 8: Stony Gill – příklad stanoviště s koloniemi *D. geminata*. Podle Ellwood & Whitton (2007).

Obr. 9: Živé buňky *D. geminata* na stopkách. Světelná mikroskopie. Foto: C. Kilroy.

Obr. 10: Buňky *D. geminata* se stopkami a dalšími přichycenými rozsivkami. Foto ze SEM. Podle Spaulding & Elwell (2007).

Obr. 11: Vzorek hustého porostu *D. geminata*. Foto: T. Daley.



sekretovány mukopolysacharidy k tvorbě slizovité stopky (Obr. 9). Tato několikavrstevná komplexní struktura je tvořena primárně polysacharidy a proteiny a je odolná vůči degradaci

(Spaulding & Elwell, 2007; Aboal et al., 2012). Stopky se začínají tvořit většinou v období brzkého jara a po odumření buňky vydrží v prostředí v řádech týdnů až měsíců (Whitton, 2009). *D. geminata* je však schopna růst i volně, bez stopky. Otázka, zda za její tvorbu vděčí spíš genetickým předpokladům či změnám okolních podmínek, zůstává nezodpovězená. Její vyřešení je však kruciólní pro stanovení ekologických dopadů, fyziologické regulaci a kontrole tohoto invazivního druhu (Spaulding & Elwell, 2007).

Stopka se následně může přichytit ke kamenům, rostlinám či jiným ponořeným substrátům a sama pak tvořit substrát pro jiné druhy (Obr. 10). Když dojde na vegetativní rozmnožování, stopka se dělí s buňkou, příležitostně pak vzniká hustá masa větvíček se stopek. Nejsou to tedy samotné buňky, co stojí za negativním vlivem *D. geminata*, nýbrž právě mohutná extracelulární biomasa, tvořící ~90% kolonie (McLaughlin, 2009). Populace těchto bentických organismů díky ní dokážou sezonně vytvořit „koberce“ o rozloze přesahující rozlohu 1 km, tloušťce přes 10 cm za současného pokrytí až 100% říčního dna (Richardson, 2014) (Obr. 11).

6.1.3. Ekologické nároky

Původně se předpokládalo, že je *D. geminata* vázána na habitaty s minimem živin, nízkou teplotou a malým antropogenním zatížením (Blanco & Ector, 2009). Nedávné studie poukazují na jistý posun ekologické valence, neboť druh tvoří v současnosti výrazně mohutnější porosty a je schopný žít ve vodách s vyšší trofíí i teplotou (Spaulding & Elwell, 2007; Whitton, 2009). Následující podmínky však jsou, dle studií, touto řasou upřednostňovány: absence extrémních záplav, vysoký přísun světla, neutrální pH, nízká koncentrace vápníku, vysoký podíl nerozpuštěného organického uhlíku a organického fosforu. Pokud bychom vyloučili ty z nich, které tato rozsivka sdílí s jinými řasami, tak by za svůj kompetitivní úspěch vděčila pravděpodobně výjimečnému hospodaření s živinami (Whitton, 2009). *D. geminata* konkrétně prosperovala v tocích s vysokým poměrem N:P a vysokým poměrem organický : anorganický fosfor (Elwood & Whitton, 2007). Několik studií potvrdilo negativní vztah mezi abundancí rozsivky a příliš velkým či nepravidelným odtokem, naopak některé závislosti, jako například na teplotě vody, konduktivitě či rozpuštěném anorganickém dusíku, potvrzeny nebyly (McCormick & Stevenson, 1991; Kilroy et al., 2008; Miller et al., 2009).

Samotné stopky mohou mít roli tlumičů stresových situací vzniklé na říčním dně (např. disturbance podloží), chránit buňky před nadměrnou turbulencí a zároveň je vystavovat dostatečnému proudění, které zlepšuje výměnu plynů a živin, jako například rozpuštěného či partikulovaného fosforu (Larned et al., 2011; Aboal et al., 2012). Trojrozměrná struktura porostů vytváří redoxní gradient, díky kterému může skrze mikrobiální aktivitu docházet ke generování redukováných (pro rozsivku využitelných) ionů a uvolňování fosforu původně vázaného ve sloučeninách železa (Sundareshwar et al., 2011). Stopka může v neposlední řadě sloužit i jako obrana před kompeticí o světlo v biofilmu (Lewis et al., 2002) a díky své délce, která umožňuje vytvoření mnohonásobných větvení a tudíž i mohutnějšího porostu, dokáže rozsivky s nižšími stopkami vytlačit (Whitton, 2009).

6.1.4. Biologické interakce

Formace rozsáhlých porostů ovlivňuje diverzitu i strukturu říčního habitatu a mění jeho biotickou složku (Whitton, 2009). Stopky, jakožto určitá analogie k biofilmům, v první řadě umožňují přichycení jiných druhů organismů, jako jsou například rozsivky rodů *Amphora*, *Cymbella*, *Tabellaria* nebo *Achnanthes* (konkrétně *A. minutissimum* se vyskytuje současně s *D. geminata* po celém světě), epifytické bakterie, vláknité i kokální sinice bez heterocytů, nálevníci a jiná protozoa (Ellwood & Whitton, 2007). Porosty také vytváří četná mikroprostředí, kde se daří heterotrofním organismům, především pak těm, kteří spoléhají na partikulovanou potravu (Freeman & Lock 1995). V lokalitách s výskytem *D. geminata* je možné vidět i rozdíl v abundanci makroskopických bezobratlých. Společenstva zde typicky vykazují úbytek EPT organismů (Ephemeroptera, Plecoptera a Trichoptera) a naopak nárůst zastoupení menších organismů, jako Chironomidae (Diptera), Baetidae (Ephemeroptera) a jiných skupin, jako jsou kupříkladu pijavky, korýši či hlístice (Kilroy et al., 2009). Nelze však obecně konstatovat, že by přítomnost invazivní rozsivky způsobovala pokles diverzity v lokalitě, neboť v tomto ohledu se výsledky terénních studií výrazně liší – klesající diverzita v Rapid Creek v Jižní Dakotě (Larson & Carreiro, 2008) vs. rostoucí druhové bohatství v řekách Nového Zélandu (Kilroy et al., 2009). Podobně opačným výsledkům se dobraly studie, které byly zaměřeny na ovlivnění vyšších trofických úrovní. Larson & Carreiro (2008) pozorovali úbytek větších jedinců pstruha obecného (*Salmo trutta*) v oblastech zasažených *D. geminata*, což by nejspíše odpovídalo výše zmíněnému poklesu v zastoupení větších zástupců bezobratlých (McLaughlin, 2007). Naproti tomu studie

na populacích lososa obecného (*Salmo salar*) předpokládá pozitivní efekt, neboť rozsivkové porosty zvětšují potravní odbytíště pro mladé lososy (Lindstrøm & Skullberg, 2008).

6.1.5. Invazivní úspěch

Mikroskopická velikost, podstatná role lidského vektoru, možnost genetické variability a schopnost kolonizovat celý vodní systém jedinou buňkou – invaze *D. geminata* příznačně připomíná globální nákazu. Pro posouzení pravděpodobnosti invaze a případně pro její dlouhodobě úspěšnou kontrolu, je nutné porozumět vztahům mezi šířícím se nepůvodním druhem a stávající podobou společenstva perifytonu (Flöder & Kilroy, 2009). Stádia sukcese v bentickém prostředí jsou dle Hoagland et al. (1982) následující: vytvoření organického povlaku a formace bakteriální vrstvy, která je po několika dnech následovaná pionýrskými druhy přitisklých rozsivek. Poté přijdou na řadu druhy s krátkými stopkami, které posléze doplní rozsivky dlouhostopkaté a vláknité zelené řasy. Disturbance říčního dna (např. vlivem záplav) může vést k úplnému odstranění biomasy perifytonu či návratu k ranějším sukcesním stádiím, které pak vykazují vyšší náchylnost k invazím (Peterson, 1996). Úspěšnost invaze *D. geminata* v závislosti na sukcesi byla popsána terénní studií, kdy bylo vystaveno sedm původních společenstev o různém stupni vývoje (perifyton o stáří 0-49 dnů) nízké a vysoké koncentraci propagulí této invazivní rozsivky. Z výsledků byly odvozeny následující teze: V raných stádiích společenstev nezáleží na koncentraci invazivních propagulí ve prostředí, *D. geminata* pro kolonizaci substrátu vyžaduje alespoň částečně vyvinutou strukturu původních společenstev. V tomto momentu již na koncentraci šíření-schopných částic závisí – s jejím růstem stoupá i pravděpodobnost uchycení se. Společenstva lokálního perifytonu v posledních stádiích sukcese opět vykazují větší odolnost vůči invazivní rozsivce. Na koncentraci pak záleží i v momentě, kdy se jí podaří stanoviště osídlit a začne se šířit směrem po proudu (Flöder & Kilroy, 2009).

Dle Ellwood & Whitton (2007) je organický fosfát, jakožto hlavní zdroj fosforu, pravděpodobně dalším klíčem k úspěchu *D. geminata*. Jejich slizovité stopky vykazují zvýšenou enzymatickou a hydrolytickou aktivitu, což umožňuje transport organického fosforu přímo do buňky (Aboal et al., 2012). Ačkoli mnoho bezstopkatých rozsivek dokáže taktéž využívat organické formy tohoto prvku, zvětšení povrchu touto cestou zajišťuje *D. geminata* mnohem vyšší účinnost (Whitton, 2009).

K pochopení a zavedení opatření vůči rychlému a úspěšnému šíření *D. geminata* však tyto studie nestačí. Na úrovni společenstev je třeba zaměřit se například na kompetitivní

schopnost tohoto druhu vůči ostatním nebo na jeho predátory. Nedostatky z jeho ekofyziologie jsou nasnadě – víme sice, proč má *Didymosphenia* úspěch ve vodách s limitujícím množstvím fosforu, bude však potřeba prověřit její, v poslední době výrazný, úspěch v mezotrofních vodách, kde je tohoto prvku dostatečné množství (Kawecka & Sanecki, 2003).

6.2. *Gonyostomum semen*

Bičíkovec *Gonyostomum semen* (Ehrenberg) byl poprvé popsán z nálezů v rašeliništích v okolí Berlína (Ehrenberg, 1853). Původní lokalita tohoto druhu spadá do oligotrofních vod bohatých na organický uhlík (humus-rich/humic), nicméně v posledních desetiletích se jeho habitat rozšířil o vodní tělesa, která jsou na živiny výrazně bohatší a zároveň chudší na organické sloučeniny (Cronberg, 2005). Tento bičíkovec úspěšně kolonizoval řadu jezer a to zejména v oblasti Skandinávského poloostrova a Finska, kde v období pozdního léta dokáže tvořit až 97% z celkové biomasy fytoplanktonu (Cronberg et al. 1988; Salonen & Rosenberg, 2000; Hagman et al., 2015) (Obr. 14). Husté populace byly pozorovány též ve Francii (Le Cohu et al., 1989), Polsku (Poniewozik et al. 2011), a České Republice (Pithart et al. 1997), setkat se s tímto druhem je však možné po celém světě.

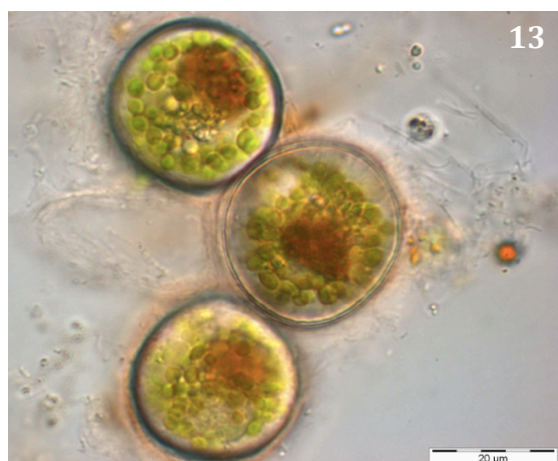
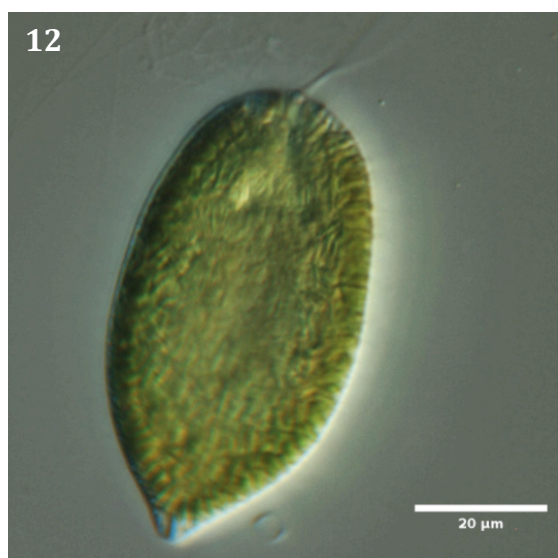
6.2.1. Morfologie a ekologie

Vegetativní buňka *G. semen* je poměrně velká (50-100 μm) a jako taková postrádá buněčnou stěnu (Obr. 12). K ochraně jí slouží mukocysty a trichocysty, které po mechanickém podráždění produkují sliz, jež organismus chrání vůči vnějšímu stresu a který může být použit i na jeho obranu (Ukeles & Sweeney, 1969).

Nepříznivé podmínky dokáže *Gonyostomum* přečkat v podobě cyst (Cronberg, 2005) (Obr. 13). Tyto jsou navíc citlivé na chemické signály přicházející od predátorů (*Daphnia* sp.), podle jejichž koncentrace dokáží zvolit vhodnou dobu k probuzení z klidového stádia (Hansson, 2000). Jelikož je predace považována za důležitý regulační faktor (Findlay et al., 2005), vyklíčení při nízké abundanci predátora by mohlo zvýšit pravděpodobnost následného dominantního postavení ve společenstvu. Výsledky studie Lebre et al. (2012) však poukazují na nejspíš zanedbatelný vliv tohoto jevu na populace *G. semen* a to z důvodu malého množství zooplanktonních druhů, které by byly schopné se jimi živit. Velikost buňky a přítomnost trichocyst (přestože jejich funkce zůstává stále neprozkoumaná) tak skrze

absenci predáčního tlaku zřejmě skutečně hrají důležitou roli v tvorbě hustých populací a procesu invaze (Havens, 1989).

Ačkoli *G. semen* neprodukuje žádné toxiny na rozdíl od mořských zástupců stejné třídy, bylo dokázáno, že tento bičíkovec je schopný indukovat lýzi ostatních fytoplanktonních druhů (např. u *Rhodomonas* spp.) a díky této vlastnosti potlačit případné kompetitory (Rengefors et al., 2008). Stejná studie potvrdila schopnost osmoticky přijímat uhlík pocházející z média se zvýšeným obsahem organických fulvokyselin nebo uvolňovaného z lyzovaných buněk ostatních řas. Tím byla prokázána mixotrofie jakožto další možná kompetitivní výhoda *G. semen*.



Obr. 12: Buňka *G. semen* ve světelném mikroskopu.

Foto: R. Matthews.

Obr. 13: Cysty (klidová stádia) *G. semen*.

Foto: planktonforum.eu.

Obr. 14: Vodní květ způsobený denzitními populacemi *G. semen*.

Foto: I. Sassenhagen.

6.2.2. Biologické interakce a invazivní úspěch

Trigal et al. (2011) zkoumal vliv *G. semen* na ostatní biotu. Přestože ztráta diverzity nebyla prokázána, v prostředí s velkou koncentrací tohoto bičíkovce bylo možné pozorovat

úbytek menších (a jedlých) druhů (Cryptophyta, Chrysophyta). Tato změna ve skladbě fytoplanktonu se však na vyšších trofických úrovních negativně neprojevila, naopak, abundance bentických bezobratlých a ryb byla naměřena vyšší. První jmenování za svůj nárůst mohou vděčit pravděpodobně dostupné potravě skrze odumírající biomasu řas, druzí pak těmto prosperujícím sekundárním producentům.

Eloranta & Raike (1995) dospěli k závěru, že za úspěchem tohoto druhu stojí možnost migrace za ideálními (ne příliš vysokými) světelnými podmínkami. Schopnost tolerovat nižší míru ozáření byla zjištěna při studiu vertikální migrace tohoto druhu. Na rozdíl od jiných motilních fytoplanktonních organismů, které si nemohou dovolit dlouhé setrvání mimo osvětlený epilimnion, je *G. semen* schopný dosáhnout hypolimnionu, zůstat v něm i po skončení noční periody a odsud odčerpávat rozpuštěný fosfor, který se zde kvůli anoxickým podmínkám uvolňuje ze sedimentu (Salonen & Rosenberg, 2000). Pozitivní korelace mezi abundancí tohoto druhu a celkovým fosforem v prostředí byla prokázána v přírodních podmínkách (Findlay et al., 2005). Před případnými predátory je navíc bičíkovec v hypolimniu díky absenci kyslíku, který zooplankton vyžaduje, chráněný (Salonen & Rosenberg, 2000).

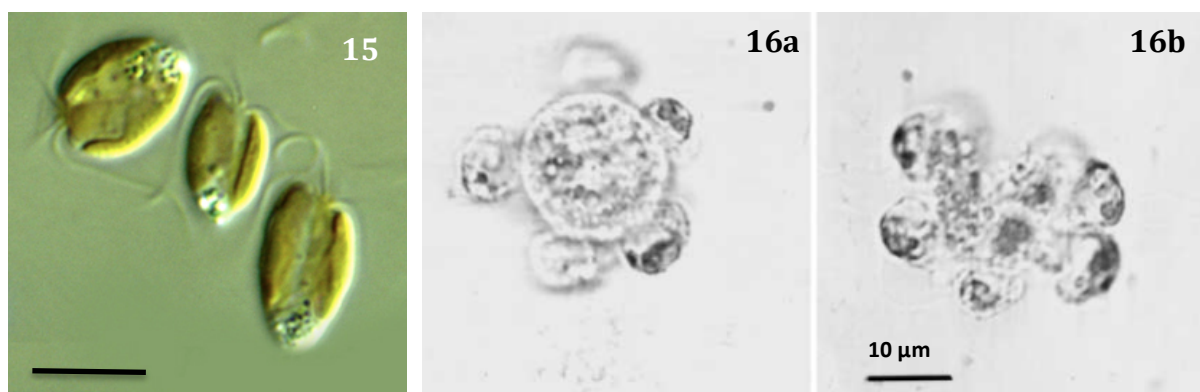
Hlavní příčinou expanze *G. semen* se v tuto chvíli jeví vzrůstající teplota vodních prostředí, která prodlužuje růstovou sezonu (nejen) tohoto druhu a umožňuje vytvoření větší biomasy, kterou posléze vystřídá větší množství odpočívajících cyst fungujících jako disperzní stádia (Rengefors et al., 2012). V takovém případě by budoucí klimatické podmínky mohli hrát ve prospěch vyšších abundancí a výskytu tohoto druhu. Stále je však potřeba dalších studií, neboť samotná teplota nemůže vysvětlit, proč se druh šíří do nových jezer ve stejné klimatické oblasti.

6.3. *Prymnesium parvum*

Za původní habitat haptofytního bičíkovce *Prymnesium parvum* N. Carter lze pravděpodobně označit pobřežní mořské vody a ústí řek východní polokoule, nicméně v dnešní době je možné objevit rozsáhlé vodní květy tvořené jeho populacemi celosvětově a to jak ve vodách brakických, tak i vnitrozemských s relativně velkým obsahem minerálních živin (Nicholls, 2003; Brooks et al., 2011).

6.3.1. Morfologie a ekologie

Elipsoidní až oválná buňka *P. parvum* je přibližně 10 µm velká a pohybuje se za pomoci dvou rovnocenných bičíků (Obr. 15). Haptonema, struktura připomínající zkrácený třetí bičík, pravděpodobně umožňuje organismu přichycení k podkladu a pomáhá mu v chytání potravy. Přestože rod *Prymnesium* oplývá dvěma sedlovitě tvarovanými chloroplasty, heterotrofní způsob jejich života výrazně převažuje nad autotrofním (Granéli et al., 2012). V jeho životním cyklu (i v samotných vodních květech) se vyskytují pohyblivá i nepohyblivá stádia, která jsou za nepříznivých podmínek schopna encystace (Johnsen, 2010). Nejsilnější zbraní tohoto druhu jsou však allelopatické prymnesiny, exotoxiny schopné vyvolat lyzi buněk jiných organismů stejně jako je znehybnit a učinit z nich potravu pro bičíkovce (Estep & McIntyre, 1989; Tillmann, 2003) (Obr. 16 a, b). Tyto jsou tvořeny v závislosti na různých abiotických aspektech (teplota, světlo, nedostupnost živin, salinita, pH), pokud hodnoty parametrů dosáhnou suboptimálních hodnot pro růst druhu *P. parvum* (Granéli et al., 2012).



Obr. 15: Buňky *P. parvum* pod světelným mikroskopem.

Foto: Karla Heidelberg.

Obr. 16: (a) *Oxyrrhis marina* v obklopení buňkami *P. parvum* a jeho lyze (b).

Podle Tillmann (2003).

Obr. 17: Lake Hanna (USA) – projev toxicity vodního květu *P. parvum*. Foto: FWC Fish and Wildlife Research Institute.

Přestože salinita a teplota byly považovány za hlavní faktory ovlivňující šíření tohoto druhu (Nicholls, 2003), experimentální studie prokázaly, že *P. parvum* dokáže tvořit velké populace v širokém rozmezí těchto veličin, přestože i tyto přímo působí na jejich hospodaření se živinami (Baker et al., 2009; Israël, 2014). Malý vliv nízké salinity při nižších teplotách by navíc mohl vysvětlit vysoké abundance druhu v zimních měsících (Baker et al., 2007).

6.3.2. Invazivní úspěch a biologické interakce

Lokality invadované tímto druhem vykazovaly, co se živin týče, vyšší koncentrace organického oproti anorganickému dusíku. Jelikož spousta druhů řas nedokáže využívat organický dusík (Bronk et al., 2007), je pravděpodobné, že v takovýchto podmínkách bude mít *P. parvum* kompetitivní výhodu. V případě nedostatku anorganických živin v prostředí navíc *P. parvum* může uvolnit toxiny s cílem zvýšit jejich množství skrze eliminaci kompetitorů, čímž, mimo jiné, zvýší i podíl organických sloučenin v prostředí. Tyto alternativní zdroje mohou poskytnout živiny, díky kterým zvýší svou biomasu a následné vyčerpání těchto zdrojů může vést k opětovné produkci toxinů (Granéli et al., 2012). Nižší poměr anorganického dusíku vůči fosforu v prostředí by sice mohl naznačovat limitaci prvním z prvků, díky schopnosti rychle doplnit jeho nedostatek výše uvedenými způsoby je skutečným limitujícím aspektem právě dostupnost anorganického fosforu (Van Landeghem et al., 2015).

Studie o interakcích s ostatní biotou se zaměřují téměř výhradně na negativní vliv prymnesinů na ostatní organismy. Přestože jsou tyto toxiny mířeny primárně vůči bakteriální potravě a konkurentům z řad planktonních řas, negativní vliv mají i na potenciální bezobratlé predátory a jiné, skrze žábry dýchající, organismy (Ulitzur and Shilo, 1966) (Obr. 17). Jsou to právě ekonomické ztráty spojené s úhynem ryb v řádech milionů dolarů (Johnsesn et al., 2010), které podněcují další výzkum tohoto druhu a boj proti němu. Negativní efekt na populace *P. parvum* by mohly mít například některé, vůči toxinům méně senzitivní, druhy zooplanktonu a viry (Schwierzke et al., 2010) nebo jiné druhy řas, které by díky živinami obohacenému prostředí tento druh dokázaly vykompetovat (Brooks et al., 2011). Stále však chybí data o dlouhodobém působení vodních květů na ekosystém (např. skrze trofické řetězce), vlivu konkrétních parametrů (např. iontů), jejich kombinací a globálních klimatických změn na dynamiku populací.

7. ZÁVĚR

Stejně jako v makroskopickém světě, i v řadách mikroorganismů lze nalézt druhy, jejichž populace jsou schopny v relativně krátkém časovém období dosáhnout dominantního postavení, a to i na lokalitách výrazně překračujících jejich původní areál. Organismy s obdobným projevem by bylo možné označit za invazivní.

Taková protista mohou oplývat vlastnostmi, které jsou považovány za běžné u jejich makroskopických analogů – oproti rezidentním druhům vykazují vyšší růstové rychlosti, účinnější využívání zdrojů a lepší konkurenceschopnost. Schopnost pasivní disperze pak, jak se zdá, může suplovat případné slabiny v invazivním potenciálu.

Druhá část jejich úspěchu vyplývá z příhodných podmínek panujících v recipientu. Zatímco například disturbovaná prostředí jsou schopna poskytnout invadujícímu druhu volnou ekologickou niku, vliv diverzity původního společenstva na úspěšnost invaze je více než sporný.

Jako zásadní nedostatek pro komplexnější uchopení problematiky invazivní biologie se jeví dosud příliš úzce zaměřené studie. Mnoho z nich se snaží pouze charakterizovat jednotlivé vlastnosti druhů či environmentálních podmínek schopných zvýšit invazivní potenciál, ale zanedbává jejich – v tomto procesu zcela zřejmé – souvislosti.

Sama tato práce nabízí i několik argumentů, které by mohly mluvit proti invazi mikroorganismů, jako jevu zasluhujícímu si zvýšenou pozornost. Obecně lepší disperzní predispozice organismů malých rozměrů a jejich případná „všudypřítomnost“ by mohly smazávat rozdíly v jejich distribuci na planetě a upírat tak konkrétním druhům větší invazivní potenciál. Důsledkem náhlé změny v podmínkách prostředí, fyziologického stavu společenstva či napadení parazitem je častý kolaps populací, jež může vyústit ve ztrátu dominantního postavení až celkové vymizení invazivního druhu.

Disperzní potenciál společně s krátkými generačními dobami (tzn. častými mutacemi) a hybridizacemi by navíc mohl mluvit proti samotnému konceptu invazivních druhů. Tyto by se rozpadly na více druhů s různými ekologickými nároky, jež by šly odhalit pouze získáním molekulárních dat.

Tato práce, bohužel, nedokáže rozhodnout, nakolik je fenomén invaze mikroorganismů ekologicky významný. Při jejím vzniku byla vynaložena maximální snaha naplnit její primární záměr – v rámci doposud získaných a v současnosti dostupných poznatků seznámit s procesy, které daný jev provázejí a připravit tak prostor pro další výzkum.

8. LITERATURA

- Aboal, M., Marco, S., Chaves, E., Mulero, I., & García-Ayala, A. (2012). Ultrastructure and function of stalks of the diatom *Didymosphenia geminata*. *Hydrobiologia*, 695(1), 17-24.
- Anderson, R. M., & May, R. M. (1982). Coevolution of hosts and parasites. *Parasitology*, 85(02), 411-426.
- Atkinson, K. M. (1980). Experiments in dispersal of phytoplankton by ducks. *British Phycological Journal*, 15(1), 49-58.
- Baas-Becking, L. G. M. (1934). *Geobiologie of inleiding tot de milieukunde*. The Hauge, the Netherlands: WP Van Stockum & Zoon.
- Baker, J. W., Grover, J. P., Brooks, B. W., Ureña-Boeck, F., Roelke, D. L., Errera, R., & Kiesling, R. L. (2007). Growth and toxicity of *Prymnesium Parvum* (Haptophyta) as a function of salinity, light, and temperature. *Journal of phycology*, 43(2), 219-227.
- Baker, J. W., Grover, J. P., Ramachandrannair, R., Black, C., Valenti, T. W., Brooks, B. W., & Roelke, D. L. (2009). Growth at the edge of the niche: an experimental study of the harmful alga *Prymnesium parvum*. *Limnology and Oceanography*, 54(5), 1679-1687.
- Bent, S. J., & Forney, L. J. (2008). The tragedy of the uncommon: understanding limitations in the analysis of microbial diversity. *The ISME journal*, 2(7), 689-695.
- Blanco, S., & Ector, L. (2009). Distribution, ecology and nuisance effects of the freshwater invasive diatom *Didymosphenia geminata* (Lyngbye) M. Schmidt: a literature review. *Nova Hedwigia*, 88(3-4), 347-422.
- Bronk, D. A., See, J. H., Bradley, P., & Killberg, L. (2007). DON as a source of bioavailable nitrogen for phytoplankton. *Biogeosciences*, 4(3), 283-296.
- Brooks, B. W., Grover, J. P., & Roelke, D. L. (2011). *Prymnesium parvum*: an emerging threat to inland waters. *Environmental Toxicology and Chemistry*, 30(9), 1955-1964.
- Case, T. J. (1991). Invasion resistance, species build-up and community collapse in metapopulation models with interspecies competition. *Biological journal of the Linnean Society*, 42(1-2), 239-266.

- Colautti, R. I., Grigorovich, I. A., & MacIsaac, H. J. (2006). Propagule pressure: a null model for biological invasions. *Biological Invasions*, 8(5), 1023-1037.
- Coste, M., & Ector, L. (2000). Diatomées invasives exotiques ou rares en France: principales observations effectuées au cours des dernières décennies. *Systematics and Geography of Plants*, 373-400.
- Cronberg, G., Lindmark, G., & Björk, S. (1988). Mass development of the flagellate *Gonyostomum semen* (Raphidophyta) in Swedish forest lakes - an effect of acidification?. *Hydrobiologia*, 161(1), 217-236.
- Cronberg, G. (2005). The life cycle of *Gonyostomum semen* (Raphidophyceae). *Phycologia*, 44(3), 285-293.
- Daehler, C. C. (2001). Darwin's naturalization hypothesis revisited. *The American Naturalist*, 158(3), 324-330.
- Davis, M. A., Wrage, K. J., & Reich, P. B. (1998). Competition between tree seedlings and herbaceous vegetation: support for a theory of resource supply and demand. *Journal of Ecology*, 86(4), 652-661.
- Davis, M. A., Grime, J. P., & Thompson, K. (2000). Fluctuating resources in plant communities: a general theory of invasibility. *Journal of Ecology*, 88(3), 528-534.
- Darwin, C. (1859). *On the origins of species by means of natural selection*. John Murray, London.
- Desprez-Loustau, M. L., Robin, C., Buée, M., Courtecuisse, R., Garbaye, J., Suffert, F., Sache, I., & Rizzo, D. M. (2007). The fungal dimension of biological invasions. *Trends in Ecology & Evolution*, 22(9), 472-480.
- Doemel, W. N., & Brock, T. D. (1971). The physiological ecology of *Cyanidium caldarium*. *Journal of General Microbiology*, 67(1), 17-32.
- Dukes, J. S. (2002). Species composition and diversity affect grassland susceptibility and response to invasion. *Ecological Applications*, 12(2), 602-617.

- Edlund, M. B., Taylor, C. M., Schelske, C. L., & Stoermer, E. F. (2000). *Thalassiosira baltica* (Grunow) Ostenfeld (Bacillariophyta), a new exotic species in the Great Lakes. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 57(3), 610-615.
- Ellwood, N. T. W., & Whitton, B. A. (2007). Importance of organic phosphate hydrolyzed in stalks of the lotic diatom *Didymosphenia geminata* and the possible impact of atmospheric and climatic changes. *Hydrobiologia*, 592(1), 121-133.
- Ehrenberg, C.G. (1853). Über die neuerlich bei Berlin vorgekommenen neuen Formen des mikroskopischen Lebens. *Mber. Akad. Wiss. Berl.*, 183-194.
- Eloranta, P., & Råike, A. (1995). Light as a factor affecting the vertical distribution of *Gonyostomum semen* (Ehr.) Diesing (Raphidophyceae) in lakes. *Aqua Fennica*, 25, 15-22.
- Elton, C. S. (2000). *The ecology of invasions by animals and plants*. University of Chicago Press.
- Estep, K. W., & MacIntyre, F. (1989). Taxonomy, life cycle, distribution and dasmotrophy of *Chrysochromulina*: a theory accounting for scales, haptonema, muciferous bodies and toxicity. *Marine Ecology Progress Series*, 57, 11-21.
- Fenchel, T., & Finlay, B. J. (2004). The ubiquity of small species: patterns of local and global diversity. *Bioscience*, 54(8), 777-784.
- Fenchel, T. (2005). Cosmopolitan microbes and their cryptic species. *Aquatic Microbial Ecology*, 41(1), 49-54.
- Field, C.B., Behrenfeld, M.J., Randerson, J.T. & Falkowski, P.G. (1998). Primary production of the biosphere: integrating ter- restrial and oceanic components. *Science*, 281, 237–240.
- Fierer, N. (2008). Microbial biogeography: patterns in microbial diversity across space and time. *Accessing Uncultivated Microorganisms: from the Environment to Organisms and Genomes and Back*, 95-115.
- Findlay, D. L., Paterson, J. J., Hendzel, L. L., & Kling, H. J. (2005). Factors influencing *Gonyostomum semen* blooms in a small boreal reservoir lake. *Hydrobiologia*, 533(1-3), 243-252.
- Finlay, B. J. (2002). Global dispersal of free-living microbial eukaryote species. *Science*, 296(5570), 1061-1063.

- Flöder, S., & Kilroy, C. (2009). *Didymosphenia geminata* (Protista, Bacillariophyceae) invasion, resistance of native periphyton communities, and implications for dispersal and management. *Biodiversity and Conservation*, 18(14), 3809-3824.
- Foissner, W. (2006). Biogeography and dispersal of micro-organisms: a review emphasizing protists. *Acta Protozoologica*, 45(2), 111-136.
- Foissner, W. (2011). Dispersal of protists: the role of cysts and human introductions. *Biogeography of Microscopic Organisms*. Cambridge University Press, Cambridge, UK, 61-87.
- Freeman, C., & Lock, M. A. (1995). The biofilm polysaccharide matrix: a buffer against changing organic substrate supply?. *Limnology and Oceanography*, 40(2), 273-278.
- Fridley, J. D., Stachowicz, J. J., Naeem, S., Sax, D. F., Seabloom, E. W., Smith, M. D., Stohlgren, T. J., Tilman, D., & Holle, B. V. (2007). The invasion paradox: reconciling pattern and process in species invasions. *Ecology*, 88(1), 3-17.
- Gágyorová, K., & Marvan, P. (2002). *Didymosphenia geminata* a *Gomphonema ventricosum* (Bacillariophyceae) v Moravskoslezských Beskydech. *Czech Phycology*, 2, 61-68.
- Gomez, F. (2008). Phytoplankton invasions: Comments on the validity of categorizing the non-indigenous dinoflagellates and diatoms in European Seas. *Marine Pollution Bulletin*, 56(4), 620-628.
- Green, J., & Bohannan, B. J. (2006). Spatial scaling of microbial biodiversity. *Trends in ecology & evolution*, 21(9), 501-507.
- Grevstad, F. S. (1999). Experimental invasions using biological control introductions: the influence of release size on the chance of population establishment. *Biological Invasions*, 1(4), 313-323.
- Granéli, E., Edvardsen, B., Roelke, D. L., & Hagström, J. A. (2012). The ecophysiology and bloom dynamics of *Prymnesium* spp. *Harmful Algae*, 14, 260-270.
- Hagman, C. H. C., Ballot, A., Hjermann, D. Ø., Skjelbred, B., Brettum, P., & Ptacnik, R. (2015). The occurrence and spread of *Gonyostomum semen* (Ehr.) Diesing (Raphidophyceae) in Norwegian lakes. *Hydrobiologia*, 744(1), 1-14.

- Hallegraeff, G. M., & Bolch, C. J. (1992). Transport of diatom and dinoflagellate resting spores in ships' ballast water: implications for plankton biogeography and aquaculture. *Journal of plankton research*, 14(8), 1067-1084.
- Hansson, L. A. (2000). Synergistic effects of food chain dynamics and induced behavioral responses in aquatic ecosystems. *Ecology*, 81(3), 842-851.
- Harper, M. A. (1994). Did Europeans introduce *Asterionella formosa* Hassall to New Zealand. *11th international diatom symposium. Memoirs of the Californian Academy of Sciences*, 479-485.
- Havens, K. E. (1989). Seasonal succession in the plankton of a naturally acidic, highly humic lake in Northeastern Ohio, USA. *Journal of plankton research*, 11(6), 1321-1327.
- Hoagland, K. D., Roemer, S. C., & Rosowski, J. R. (1982). Colonization and community structure of two periphyton assemblages, with emphasis on the diatoms (Bacillariophyceae). *American Journal of Botany*, 188-213.
- Chambouvet, A., Laabir, M., Sengco, M., Vaquer, A., & Guillou, L. (2011). Genetic diversity of Amoeboophryidae (Syndiniales) during *Alexandrium catenella/tamarense* (Dinophyceae) blooms in the Thau lagoon (Mediterranean Sea, France). *Research in microbiology*, 162(9), 959-968.
- Chesson, P. (2000). Mechanisms of maintenance of species diversity. *Annual review of Ecology and Systematics*, 343-366.
- Israël, N. M., VanLandeghem, M. M., Denny, S., Ingle, J., & Patiño, R. (2014). Golden alga presence and abundance are inversely related to salinity in a high-salinity river ecosystem, Pecos River, USA. *Harmful Algae*, 39, 81-91.
- Istvánovics, V., Shafik, H. M., Présing, M. & Juhos, S. (2000). Growth and phosphate uptake kinetics of the cyanobacterium, *Cylindrospermopsis raciborskii* (Cyanophyceae) in throughflow cultures. *Freshwater biology*, 43, 257-275.
- Johnsen, T. M., Eikrem, W., Olseng, C. D., Tollefsen, K. E., & Bjerknes, V. (2010). *Prymnesium parvum*: The Norwegian Experience. *JAWRA Journal of the American Water Resources Association*, 43, 6-13.

- Kaštovský, J., Hauer, T., Mareš, J., Krautová, M., Bešta, T., Komárek, J., Desortová, B., Heteša, J., Hindáková, A., Houk, V., Janeček, E., Kopp, R., Marvan, P., Pumann, P., Skácelová, O., & Zapomělová, E. (2010). A review of the alien and expansive species of freshwater cyanobacteria and algae in the Czech Republic. *Biological invasions*, 12(10), 3599-3625.
- Kawecka, B., & Sanecki, J. (2003). *Didymosphenia geminata* in running waters of southern Poland – symptoms of change in water quality?. *Hydrobiologia*, 495(1-3), 193-201.
- Keane, R. M., & Crawley, M. J. (2002). Exotic plant invasions and the enemy release hypothesis. *Trends in Ecology & Evolution*, 17(4), 164-170.
- Keeling, P. J., & Palmer, J. D. (2008). Horizontal gene transfer in eukaryotic evolution. *Nature Reviews Genetics*, 9(8), 605-618.
- Kilroy, C. (2004). A new alien diatom, *Didymosphenia geminata* (Lyngbye) Schmidt: its biology, distribution, effects and potential risks for New Zealand fresh waters. *NIWA Client Report CHC2004-128*.
- Kilroy, C. (2005). Tests to determine the effectiveness of methods for decontaminating materials that have been in contact with *Didymosphenia geminata*. *CHC2005-004*.
- Kilroy, C., Lagerstedt, A., Davey, A., & Robinson, K. (2007). Studies on the survivability of the invasive diatom *Didymosphenia geminata* under a range of environmental and chemical conditions. *NIWA Client Report CHC2006-116*.
- Kilroy, C., Snelder, T. H., Floerl, O., Vieglaiss, C. C., & Dey, K. L. (2008). A rapid technique for assessing the suitability of areas for invasive species applied to New Zealand's rivers. *Diversity and Distributions*, 14(2), 262-272.
- Kilroy, C., Larned, S. T., & Biggs, B. J. F. (2009). The non-indigenous diatom *Didymosphenia geminata* alters benthic communities in New Zealand rivers. *Freshwater Biology*, 54(9), 1990-2002.
- Kirkwood, A. E., Shea, T., Jackson, L. J., & McCauley, E. (2007). *Didymosphenia geminata* in two Alberta headwater rivers: an emerging invasive species that challenges conventional views on algal bloom development. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 64(12), 1703-1709.

- Knight, K. S., & Reich, P. B. (2005). Opposite relationships between invasibility and native species richness at patch versus landscape scales. *Oikos*, 109(1), 81-88.
- Kociolek, J. P., & Spaulding, S. A. (2000). Freshwater diatom biogeography. *Nova Hedwigia*, 71(1-2), 223-242.
- Kociolek, J. P., & Stoermer, E. F. (1993). Freshwater gomphonemoid diatom phylogeny: preliminary results. *Twelfth international diatom symposium*, 31-38.
- Konstantinidis, K. T., Ramette, A., & Tiedje, J. M. (2006). The bacterial species definition in the genomic era. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 361(1475), 1929-1940.
- Kowarik, I. (1995). Time lags in biological invasions with regard to the success and failure of alien species. *Plant invasions - General aspects and special problems*, 15-38.
- Lambrinos, J. G. (2004). How interactions between ecology and evolution influence contemporary invasion dynamics. *Ecology*, 85(8), 2061-2070.
- Larned, S. T., Packman, A. I., Plew, D. R., & Vopel, K. (2011). Interactions between the mat-forming alga *Didymosphenia geminata* and its hydrodynamic environment. *Limnology and Oceanography: Fluids and Environments*, 1(1), 4-22.
- Larson, A. M., & Carreiro, J. (2008). Relationship between nuisance blooms of *Didymosphenia geminata* and measures of aquatic community composition in Rapid Creek, South Dakota. *Proceedings of the 2007 International Workshop on Didymosphenia geminata, Canadian Technical Report on Fisheries and Aquatic Sciences*, 2795, 45-49.
- Le Cohu, R., Guitard, J., Comoy, N., & Brabet, J. (1989). *Gonyostomum semen* (Raphidophycées), nuisance potentielle des grands réservoirs français? L'exemple du lac de Pareloup. *Archiv für Hydrobiologie*, 117(2), 225-236.
- Lebret, K., Fernández Fernández, M., Hagman, C. H., Rengefors, K., & Hansson, L. A. (2012). Grazing resistance allows bloom formation and may explain invasion success of *Gonyostomum semen*. *Limnology and Oceanography*, 57(3), 727-734.

- Lee, C. E. (2002). Selection and physiological evolution during biological invasion events. *Integrative and comparative biology*, 42(6), 1264-1264.
- Levine, J. M., & D'Antonio, C. M. (1999). Elton revisited: a review of evidence linking diversity and invasibility. *Oikos*, 15-26.
- Lewis, R. J., Johnson, L. M., & Hoagland, K. D. (2002). Effects of cell density, temperature, and light intensity on growth and stalk production in the biofouling diatom *Achnanthes longipes* (Bacillariophyceae). *Journal of Phycology*, 38(6), 1125-1131.
- Lindstrøm, E. A., & Skulberg, O. (2008). *Didymosphenia geminata* – a native diatom species of Norwegian rivers coexisting with the Atlantic salmon. *Proceedings of the 2007 International Workshop on Didymosphenia geminata, Canadian Technical Report on Fisheries and Aquatic Sciences*, 2795, 35-40.
- Lonsdale, W. M. (1999). Global patterns of plant invasions and the concept of invasibility. *Ecology*, 80(5), 1522-1536.
- Mack, R. N., Simberloff, D., Mark Lonsdale, W., Evans, H., Clout, M., & Bazzaz, F. A. (2000). Biotic invasions: causes, epidemiology, global consequences, and control. *Ecological applications*, 10(3), 689-710.
- Mahé, F., Mayor, J., Bunge, J., Chi, J., Siemensmeyer, T., Stoeck, T., Wahl, B., Paprotka, T., Filker, S., & Dunthorn, M. (2015). Comparing High-throughput Platforms for Sequencing the V4 Region of SSU-rDNA in Environmental Microbial Eukaryotic Diversity Surveys. *Journal of Eukaryotic Microbiology*, 62(3), 338-345.
- Mächler, E., & Altermatt, F. (2012). Interaction of species traits and environmental disturbance predicts invasion success of aquatic microorganisms. *PloS one*, 7(9), e45400.
- Maier, C. A. (2010). *The influence of propagule pressure on community diversity and invasion success in an aquatic protist system*. Doctoral dissertation, Rutgers University Graduate School, Newark.
- McCormick, P. V., & Stevenson, R. J. (1991). Mechanisms of benthic algal succession in lotic environments. *Ecology*, 1835-1848.

- McLaughlin, A. (2009). Investigating the growth of *Didymosphenia geminata* and the impact on benthic macroinvertebrate communities in Boulder Creek, a regulated mountain stream, in the summer of 2008. Doctoral dissertation, University of Colorado at Boulder.
- Martiny, J. B. H., Bohannon, B. J., Brown, J. H., Colwell, R. K., Fuhrman, J. A., Green, J. L., Horner-Devine, M. C., Kane, M., Krumins, J. A., Kuske, Ch. R., Morin, P. J., Naeem, S., Øvreås, L., Reysenbach, A. L., Smith, V. H., & Staley, J. T. (2006). Microbial biogeography: putting microorganisms on the map. *Nature Reviews Microbiology*, 4(2), 102-112.
- Mata, T. M., Haddad, N. M., & Holyoak, M. (2013). How invader traits interact with resident communities and resource availability to determine invasion success. *Oikos*, 122(1), 149-160.
- May, R. M. (2001). *Stability and complexity in model ecosystems* (Vol. 6). Princeton University Press.
- Miller, M. P., McKnight, D. M., Cullis, J. D., Greene, A., Vietti, K., & Liptzin, D. (2009). Factors controlling streambed coverage of *Didymosphenia geminata* in two regulated streams in the Colorado Front Range. *Hydrobiologia*, 630(1), 207-218.
- Mitchell, C. E., Agrawal, A. A., Bever, J. D., Gilbert, G. S., Hufbauer, R. A., Klironomos, J. N., Maron, J. L., Morris, W. F., Parker, I. M., Power, A. G., Seabloom, E. W., Torchin, M. E., & Vázquez, D. P. (2006). Biotic interactions and plant invasions. *Ecology Letters*, 9(6), 726-740.
- Mooney, H. A., & Cleland, E. E. (2001). The evolutionary impact of invasive species. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 98(10), 5446-5451.
- Mosisch, T. D. (2001). Effects of desiccation on stream epilithic algae. *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research*, 35(1), 173-179.
- Nehring, S. (1998). Non-indigenous phytoplankton species in the North Sea: supposed region of origin and possible transport vector. *Archive of Fishery and Marine Research*, 46, 181-194.
- Nicholls, K.H., 2003. Haptophyte algae. *Freshwater Algae of North America*, 511–521.
- Occhipinti-Ambrogi, A. (2007). Global change and marine communities: alien species and climate change. *Marine pollution bulletin*, 55(7), 342-352.

- Ochman, H., Lawrence, J. G., & Groisman, E. A. (2000). Lateral gene transfer and the nature of bacterial innovation. *Nature*, 405(6784), 299-304.
- Orrock, J. L., & Fletcher Jr, R. J. (2005). Changes in community size affect the outcome of competition. *The American Naturalist*, 166(1), 107-111.
- Papke, R. T., & Ward, D. M. (2004). The importance of physical isolation to microbial diversification. *FEMS Microbiology Ecology*, 48(3), 293-303.
- Paerl, H. W., Fulton, R. S., Moisander, P. H., & Dyble, J. (2001). Harmful freshwater algal blooms, with an emphasis on cyanobacteria. *The Scientific World Journal*, 1, 76-113.
- Patiño, R., Dawson, D., & VanLandeghem, M. M. (2014). Retrospective analysis of associations between water quality and toxic blooms of golden alga (*Prymnesium parvum*) in Texas reservoirs: Implications for understanding dispersal mechanisms and impacts of climate change. *Harmful Algae*, 33, 1-11.
- Patrick, R., & Reimer, C. W. (1975). *The diatoms of the United States: exclusive of Alaska and Hawaii* (Vol. 2). Academy of Natural Sciences of Philadelphia.
- Pertola, S., Kuosa, H., & Olsonen, R. (2005). Is the invasion of *Prorocentrum minimum* (Dinophyceae) related to the nitrogen enrichment of the Baltic Sea?. *Harmful Algae*, 4(3), 481-492.
- Peterson, C. G. (1996). Mechanisms of lotic microalgal colonization following space-clearing disturbances acting at different spatial scales. *Oikos*, 417-435.
- Pimm, S. L. (1984). The complexity and stability of ecosystems. *Nature*, 307(5949), 321-326.
- Pithart, D., Pechar, L., & Mattsson, G. (1997). Summer blooms of raphidophyte *Gonyostomum semen* and its diurnal vertical migration in a floodplain pool. *Algological Studies/Archiv für Hydrobiologie, Supplement Volumes*, 119-133.
- Poniewozik, M., Wojciechowska, W., & Solis, M. (2011). Dystrophy or eutrophy: phytoplankton and physicochemical parameters in the functioning of humic lakes. *Oceanological and hydrobiological studies*, 40(2), 22-29.

- Reid, B., & Torres, R. (2014). *Didymosphenia geminata* invasion in South America: Ecosystem impacts and potential biogeochemical state change in Patagonian rivers. *Acta Oecologica*, 54, 101-109.
- Rengefors, K., Pålsson, C., Hansson, L. A., & Heiberg, L. (2008). Cell lysis of competitors and osmotrophy enhance growth of the bloom-forming alga *Gonyostomum semen*. *Aquatic microbial ecology*, 51(1), 87-96.
- Rengefors, K., Weyhenmeyer, G. A., & Bloch, I. (2012). Temperature as a driver for the expansion of the microalga *Gonyostomum semen* in Swedish lakes. *Harmful algae*, 18, 65-73.
- Ricciardi, A., & Cohen, J. (2007). The invasiveness of an introduced species does not predict its impact. *Biological Invasions*, 9(3), 309-315.
- Richardson, D. C., Oleksy, I. A., Hoellein, T. J., Arscott, D. B., Gibson, C. A., & Root, S. M. (2014). Habitat characteristics, temporal variability, and macroinvertebrate communities associated with a mat-forming nuisance diatom (*Didymosphenia geminata*) in Catskill mountain streams, New York. *Aquatic Sciences*, 76(4), 553-564.
- Sakai, A. K., Allendorf, F. W., Holt, J. S., Lodge, D. M., Molofsky, J., With, K. A., Baughman, S., Cabin, R. J., Cohen, J. E., Ellstrand, N. C., McCauley, D. E., O'Neil, P., Parker, I. M., Thompson, J. N., & Weller, S. G. (2001). The population biology of invasive species. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 305-332.
- Salonen, K., & Rosenberg, M. (2000). Advantages from diel vertical migration can explain the dominance of *Gonyostomum semen* (Raphidophyceae) in a small, steeply-stratified humic lake. *Journal of Plankton Research*, 22(10), 1841-1853.
- Settle, W. H., & Wilson, L. T. (1990). Invasion by the variegated leafhopper and biotic interactions: parasitism, competition, and apparent competition. *Ecology*, 1461-1470.
- Shea, K., & Chesson, P. (2002). Community ecology theory as a framework for biological invasions. *Trends in Ecology & Evolution*, 17(4), 170-176.
- Shurin, J. B. (2000). Dispersal limitation, invasion resistance, and the structure of pond zooplankton communities. *Ecology*, 81(11), 3074-3086.

- Shurin, J. B., Cottenie, K., & Hillebrand, H. (2009). Spatial autocorrelation and dispersal limitation in freshwater organisms. *Oecologia*, 159(1), 151-159.
- Schwierzke, L., Roelke, D. L., Brooks, B. W., Grover, J. P., Valenti, T. W., Lahousse, M., Miller, C. J., & Pinckney, J. L. (2010). *Prymnesium parvum* population dynamics during bloom development: a role assessment of grazers and virus. JAWRA Journal of the American Water Resources Association, 46, 63-75.
- Simberloff, D., & Gibbons, L. (2004). Now you see them, now you don't!—population crashes of established introduced species. *Biological Invasions*, 6(2), 161-172.
- Simberloff, D. (2011). How common are invasion-induced ecosystem impacts?. *Biological Invasions*, 13(5), 1255-1268.
- Souffreau, C., Vanormelingen, P., Verleyen, E., Sabbe, K., & Vyverman, W. (2010). Tolerance of benthic diatoms from temperate aquatic and terrestrial habitats to experimental desiccation and temperature stress. *Phycologia*, 49(4), 309-324.
- Spaulding, S., & Elwell, L. (2007). Increase in nuisance blooms and geographic expansion of the freshwater diatom *Didymosphenia geminata*: recommendations for response. *USGS Open File Report 2007-1425*.
- Streftaris, N., Zenetos, A., & Papathanassiou, E. (2005). *Globalisations in marine ecosystems: the story of non-indigenous marine species across European Seas*. Oceanography and marine biology: an annual review, 43, 419–453.
- Stosch, V., & Fecher, K. (1979). “Internal thecae” of *Eunotia Soleirolii* (Bacillariophyceae): Development, structure and function as resting spores. *Journal of Phycology*, 15(3), 233-243.
- Sundareshwar, P. V., Upadhyay, S., Abessa, M., Honomichl, S., Berdanier, B., Spaulding, S. A., Sandvik, C., & Trennepohl, A. (2011). *Didymosphenia geminata*: Algal blooms in oligotrophic streams and rivers. *Geophysical Research Letters*, 38(10).
- Šimek, K., Horňák, K., Jezbera, J., Nedoma, J., Vrba, J., Straškrábová, V., Macek, M., Dolan, J. R., & Hahn, M. W. (2006). Maximum growth rates and possible life strategies of different bacterioplankton groups in relation to phosphorus availability in a freshwater reservoir. *Environmental microbiology*, 8(9), 1613-1624.

- Taylor, C. M., & Hastings, A. (2005). Allee effects in biological invasions. *Ecology Letters*, 8(8), 895-908.
- Tilman, D. (2004). Niche tradeoffs, neutrality, and community structure: a stochastic theory of resource competition, invasion, and community assembly. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 101(30), 10854-10861.
- Tillmann, U. (2003). Kill and eat your predator: a winning strategy of the planktonic flagellate *Prymnesium parvum*. *Aquatic Microbial Ecology*, 32(1), 73-84.
- Trigal, C., Goedkoop, W., & Johnson, R. K. (2011). Changes in phytoplankton, benthic invertebrate and fish assemblages of boreal lakes following invasion by *Gonyostomum semen*. *Freshwater Biology*, 56(10), 1937-1948.
- Ukeles, R., & Sweeney, B. M. (1969). Influence of dinoflagellate trichocysts and other factors on the feeding of *Crassostrea Virginica* Larvae on *Monochrysis Lutheri*. *Limnology and Oceanography*, 14(3), 403-410.
- Ulitzur, S., & Shilo, M. (1966). Mode of action of *Prymnesium parvum* ichthyotoxin. *The Journal of Protozoology*, 13(2), 332-336.
- Valéry, L., Fritz, H., Lefeuvre, J. C., & Simberloff, D. (2008). In search of a real definition of the biological invasion phenomenon itself. *Biological invasions*, 10(8), 1345-1351.
- Valery, L., Fritz, H., Lefeuvre, J. C., & Simberloff, D. (2009). Invasive species can also be native... *Science*, 169, 544-554.
- VanLandeghem, M. M., Farooqi, M., Southard, G. M., & Patiño, R. (2015). Spatiotemporal Associations of Reservoir Nutrient Characteristics and the Invasive, Harmful Alga *Prymnesium parvum* in West Texas. *JAWRA Journal of the American Water Resources Association*, 51(2), 487-501.
- Vanormelingen, P., Verleyen, E., & Vyverman, W. (2008). The diversity and distribution of diatoms: from cosmopolitanism to narrow endemism. *Biodiversity and Conservation*, 17(2), 393-405.

- Vitousek, P. M., D'Antonio, C. M., Loope, L. L., & Westbrooks, R. (1996). Biological invasions as global environmental change. *American Scientist*, 84(5), 468-478.
- Walther, G. R., Roques, A., Hulme, P. E., Sykes, M. T., Pyšek, P., Kühn, I., Zobel, M., Bacher, S., Botta-Dukát, Z., Bugmann, H., Czúcz, B., Dauber, J., Hickler, T., Jarošík, V., Kenis, M., Klotz, S., Minchin, D., Moora, M., Nentwig, W., Ott, J., Panov, V. E., Reineking, B., Robinet, Ch., Semchenko, V., Solarz, W., Thuiller, W., Vilà, M., Vohland, K., & Settele, J. (2009). Alien species in a warmer world: risks and opportunities. *Trends in ecology & evolution*, 24(12), 686-693.
- Weatherby, A. J., Warren, P. H., & Law, R. (1998). Coexistence and collapse: an experimental investigation of the persistent communities of a protist species pool. *Journal of Animal Ecology*, 67(4), 554-566.
- Weyhenmeyer, G. A., Jeppesen, E., Adrian, R., Arvola, L., Blenckner, T., Jankowski, T., Jennings, E., Nøges, P., Nøges, T., & Straile, D. (2007). Nitrate-depleted conditions on the increase in shallow northern European lakes. *Limnology and Oceanography*, 52(4), 1346-1353.
- Wiedner, C., Rücker, J., Brüggemann, R., & Nixdorf, B. (2007). Climate change affects timing and size of populations of an invasive cyanobacterium in temperate regions. *Oecologia*, 152(3), 473-484.
- Winder, M., & Cloern, J. E. (2010). The annual cycles of phytoplankton biomass. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 365(1555), 3215-3226.
- Whitton, B. A., Ellwood, N. T. W., & Kawecka, B. (2009). Biology of the freshwater diatom *Didymosphenia*: a review. *Hydrobiologia*, 630(1), 1-37.
- de Wit, R., & Bouvier, T. (2006). 'Everything is everywhere, but, the environment selects'; what did Baas Becking and Beijerinck really say?. *Environmental microbiology*, 8(4), 755-758.
- Wyatt, T., & Carlton, J. T. (2002). Phytoplankton introductions in European coastal waters: why are so few invasions reported? *CIESM Workshop Monographs*, 20, 41-46.

9. INTERNETOVÉ ZDROJE K OBRÁZKŮM

Obr. 5:

http://nordicmicroalgae.org/taxon/Thalassiosira%20baltica?media_id=Thalassiosira%20baltica_2.jpg

Obr. 6:

http://www.planktonforum.eu/index.php?id=33&no_cache=1&L=1&tx_pydb_pi1%5Bdetails%5D=631

Obr. 9: <http://projet.didymo.over-blog.com>

Obr. 11: http://fishandboat.com/water/habitat/ans/didymo/faq_didymo.htm

Obr. 12: http://diatom.huxley.wvu.edu/algae_images/Yellowgreen_Algae/Gonyostomum/semens

Obr. 13:

http://www.planktonforum.eu/index.php?id=33&no_cache=1&L=1&tx_pydb_pi1%5Bdetails%5D=3402&tx_pydb_pi1%5Bimage%5D=28081

Obr. 14: <http://www.geneco.se/About-us/Geneco-Alumni/Ingrid-Sassenhagen>

Obr. 15: <http://phys.org/news/2014-06-venus-flytrap-sea.html>

Obr. 17: <https://www.flickr.com/photos/myfwc/6442815313>